ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

DIXIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

CORBEIL. — IMPRIMERIE CRÉTÉ

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

DIXIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE ET LA CLASSIFICATION
DES VÉGÉTAUX VIVANTS ET FOSSILES

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

M. J. COSTANTIN

TOME I

PARIS
MASSON ET Cie, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN (VIe)

1919

90e ANNÉE. — Xe SÉRIE. T. I. No 1

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

NEUVIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE ET LA CLASSIFICATION
DES VÉGÉTAUX VIVANTS ET FOSSILES

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

M. J. COSTANTIN

TOME I. — No 1

PARIS
MASSON ET Cie, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, Boulevard Saint-Germain

1919

Ce fascicule a été publié en juin 1919.

Conditions de la publication des Annales des sciences naturelles

---

BOTANIQUE

Publiée sous la direction de M. J. Costantin.

L'abonnement est fait pour 2 volumes gr. in-8, chacun d'environ 400 pages, avec les planches et figures dans le texte correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent en plusieurs fascicules.

ZOOLOGIE

Publiée sous la direction de M. Edmond Perrier.

L'abonnement est fait pour 2 volumes gr. in-8, chacun d'environ 400 pages, avec les planches correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent en plusieurs fascicules.

Abonnement à chacune des parties, Zoologie ou Botanique :

40 *fr. pour 2 volumes à paraître de l'une ou de l'autre série.*

Prix des collections :

Première Série (Zoologie et Botanique réunies),		30 vol.	(*Rare*).
Deuxième Série (1834-1843).	Chaque partie,	20 vol.	250 fr.
Troisième Série (1844-1853).	Chaque partie,	20 vol.	250 fr.
Quatrième Série (1854-1863).	Chaque partie,	20 vol.	250 fr.
Cinquième Série (1864-1873).	Chaque partie,	20 vol.	250 fr.
Sixième Série (1874 à 1885).	Chaque partie,	20 vol.	250 fr.
Septième Série (1885 à 1894).	Chaque partie,	20 vol.	300 fr.
Huitième Série (1895 à 1904).	Chaque partie,	20 vol.	300 fr.
Neuvième Série (1905 à 1917).	Chaque partie,	20 vol.	300 fr.

ANNALES DES SCIENCES GÉOLOGIQUES

Dirigées par MM. Hébert et A. Milne-Edwards.

Tomes I à XXII (1879 à 1891). Chaque volume .... **15** fr.

22 volumes .... 330 fr.

Cette publication a été remplacée par les

ANNALES DE PALÉONTOLOGIE

publiées sous la direction de M. M. Boule.

LES PREMIÈRES DIVISIONS DE L'ŒUF

ET LES

DIFFÉRENCIATIONS DU SUSPENSEUR

CHEZ LE

CAPSELLA BURSA-PASTORIS MŒNCH (1)

Par R. SOUÈGES

Au début d'un travail publié dernièrement (2), je rappelais les principales questions qui, dans l'embryogénie des Crucifères, pouvaient faire l'objet de nouvelles recherches. A ces questions, il convenait d'ajouter celle de la succession et de la direction des trois premières divisions engendrant la tétrade (3) proembryonnaire, parce que la solution qui lui

(1) Ce travail constitue le développement d'une Note communiquée à l'Académie des sciences (*C. R. Ac. Sc.*, CLXIII, p. 158, 1916) sous ce titre légèrement différent : Les premiers cloisonnements de l'œuf et l'origine de l'hypophyse chez le *Capsella Bursa-Pastoris* Mœnch.

(2) Souèges (R.), Nouvelles recherches sur le développement de l'embryon chez les Crucifères (*Ann. Sc. nat. Bot.*, 9e série, XIX, p. 313, 1914).

(3) On devrait, semble-t-il, se servir exclusivement du mot *tétrade* pour désigner un groupe de quatre éléments dont le centre occupe les quatre sommets d'un tétraèdre. On emploie, néanmoins, ce terme dans un sens plus large pour dénommer les quatre premières cellules formées par une cellule mère initiale commune, que l'arrangement de ces cellules soit nettement tétraédrique ou que leur disposition s'effectue, dans un plan, selon une série rectiligne de quatre ou selon deux séries de deux, parallèles ou rectangulaires. Ainsi, l'on appelle tétrade le groupe des quatre microspores issues de la cellule mère du pollen, celui des quatre mégaspores issues de l'archéspore, quoique ces deux groupes de cellules présentent les dispositions les plus variées (microspores du *Typha*, du *Zostera*, de l'*Asclepias*, mégaspores du *Fatsia japonica*, du *Butomus umbellatus*, de l'*Adonis autumnalis*, etc.). D'ailleurs, dans le mot tétrade est compris le seul concept de nombre et non celui d'arrangement.

On pourra rencontrer les mêmes variations dans le mode de groupement des quatre plus jeunes cellules proembryonnaires. Ce sont ces variations qui permettent d'établir les premiers caractères distinctifs de la *morula*, et celle-ci peut être considérée comme étant déjà différenciée quand elle ne présente plus la disposition rigoureusement tétraédrique.

avait été donnée à la suite des premières observations et qui paraissait universellement acceptée venait d'être controuvée par des travaux relativement récents. Il devient de plus en plus manifeste que le mode de formation et les destinées des quatre premières cellules du proembryon présentent, au point de vue de l'embryogénie générale des plantes supérieures, une importance considérable. Ces quatre cellules donnent naissance à des parties du corps embryonnaire, en général bien délimitées, variables avec les groupes, et, par conséquent, susceptibles de fournir les indications les plus utiles à la détermination des affinités.

Chez les Crucifères, les travaux parus jusqu'à ce jour ont apporté des éclaircissements, apparemment suffisants, sur l'origine et le rôle des deux cellules supérieures juxtaposées de la tétrade proembryonnaire. L'histoire des deux cellules inférieures superposées de cette tétrade a été quelque peu négligée; il m'a paru nécessaire de l'établir d'une manière aussi précise que possible, en montrant la part exacte qui doit leur être attribuée dans la construction de l'embryon proprement dit et du suspenseur.

On est fort surpris, en consultant la bibliographie qui se rattache au développement de l'embryon chez les Crucifères, de constater que les principaux auteurs qui se sont occupés de ce sujet n'ont pas pris l'œuf pour point de départ de leurs descriptions. Je ne signalerai que pour mémoire les travaux des premiers embryologistes, Tulasne (1), Hofmeister (2), Schacht (3), qui ont examiné l'embryon tout de suite après la fécondation, mais qui n'ont pu noter que des modifications de forme extérieure, son allongement en tube précédant la formation d'un renflement terminal, et observer, dans ce renflement, quelques cloisons seulement, déjà tardives. C'est incontestablement Hanstein (4) qui le premier s'est attaché à suivre la

(1) Tulasne (L.-R.), Etudes d'embryologie végétale (*Ann. Sc. nat.*, *Bot.*, 3e série, XII, p. 21, 1849).

(2) Hofmeister (W.), Neuere Beobacht. über Embryobildung der Phanerogamen (*Pringsh. Jahrb. für wiss. Bot.*, I, p. 87, 1858).

(3) Schacht (H.), Ueber Pflanzen-Befruchtung (*Pringsh. Jahrb. für wiss. Bot.*, I, p. 202, 1858).

(4) Hanstein (J.), Die Entwicklung des Keimes der Monokotylen und Dikotylen (*Bot. Abhandlungen*, I, Bonn, 1870).

série des divisions cellulaires ; malheureusement son point de départ est un proembryon constitué environ de six cellules, c'est-à-dire présentant déjà deux cellules embryonnaires proprement dites, peut-être quatre, les quadrants, car HANSTEIN, comme on sait, n'a pas vu les quadrants véritables et a donné ce nom aux quatre octants antérieurs ou postérieurs. Le stade le plus jeune observé par KNY (1) est celui du proembryon tricellulaire, les trois cellules formant une série longitudinale. L'auteur ne nous renseigne donc pas sur l'origine de la cellule médiane qui peut être sœur de la cellule supérieure ou de la cellule inférieure et provenir soit de la cellule apicale, soit de la cellule basale du proembryon bicellulaire. WESTERMAIER (2) ne s'est occupé que de la cellule-mère de l'embryon proprement dit, à partir du moment où elle prend sa première cloison verticale.

En terminant l'exposé de ses recherches sur l'embryologie du *Capsella Bursa-Pastoris*, FAMINTZIN (3) ajoute quelques mots sur les premières divisions du proembryon pour faire ressortir les différences que présente le mode de cloisonnement dans la cellule embryonnaire proprement dite et dans la cellule initiale du suspenseur. « Après séparation, par une paroi transversale, dit-il, de la petite cellule devant donner plus tard naissance à l'embryon, les parois suivantes se forment l'une après l'autre en direction basipète dans le proembryon, de sorte que la cellule vésiculeuse (cellule inférieure du suspenseur), quoique s'accroissant dans le début, devient toujours plus petite proportionnellement à la partie filamenteuse cylindrique, divisée par des cloisons transversales. Après formation de deux, trois ou quatre cellules en direction basipète, ou bien même au cours des derniers de ces cloisonnements, des parois transversales peuvent apparaître dans ces cellules. La succession de ces parois, aussi loin que mes recherches permettent de l'établir, est assujettie à une certaine loi : la pre-

(1) KNY (L.), Wandtafeln für den naturwiss. Unterricht, I, Taf. X (p. 20-22 du texte), Berlin, 1874.

(2) WESTERMAIER (M.), Die ersten Zelltheilungen im Embryo von *Capsella Bursa-Pastoris* M. (*Flora*, XLIX, 1876).

(3) FAMINTZIN (A.), Embryologische Studien (*Mém. de l'Ac. impériale des Sc. de Saint-Pétersbourg*, 7e série, XXVI, n° 10, 1879).

mière se forme dans la cellule la plus voisine de la cellule embryonnaire, la deuxième dans l'autre cellule du proembryon touchant à la première, et ainsi de suite, c'est-à-dire en suivant l'ordre d'après lequel les cellules du proembryon se sont constituées. » Dans le cours de ce travail, on verra quelle grande part de vérité représente cette loi, à laquelle l'auteur, en raison du nombre insuffisant de ses observations, a donné une forme évidemment trop schématique. Elle établissait, somme toute, clairement, que la cellule apicale du proembryon bicellulaire donnait naissance tout entière à l'embryon proprement dit et que la cellule basale se cloisonnait transversalement pour engendrer un suspenseur filamenteux, puis l'hypophyse. Ces faits, recueillis et répandus par la plupart des ouvrages d'enseignement, semblaient définitivement acquis à la science.

Cependant les observations publiées par les auteurs les plus récents sont venues, pour ainsi dire, saper les fondements de cette doctrine. D'après L.-C. RIDDLE (1), qui, en 1898, a étudié le développement de l'embryon chez l'*Alyssum macrocarpum* à partir de l'œuf, et d'après M. SCHAFFNER (2), qui, en 1906, a examiné l'embryon du *Capsella Bursa-Pastoris*, également à partir de l'œuf, la cellule apicale du proembryon bicellulaire se diviserait par une cloison transversale pour donner deux cellules superposées. Dans le proembryon tricellulaire ainsi formé, la cellule du sommet donnerait naissance à l'embryon proprement dit, la cellule intermédiaire engendrerait la partie filamenteuse du suspenseur et l'hypophyse, la cellule basale, demeurant indivise, se transformerait (chez le *Capsella Bursa-Pastoris*) en une vaste vésicule étroitement appliquée aux parois du tégument dans la région micropylaire. Il faut rapprocher de l'opinion de ces deux auteurs celle de R. VANDENDRIES (3) qui, ayant examiné, en 1909, l'embryon du *Draba verna* et celui du *Cardamine pratensis*, présente les faits sous un troisième point de vue. D'après lui, les deux cellules

(1) RIDDLE (L.-C.), The embryology of *Alyssum* (*Bot. Gazette*, XXVI, p. 314, 1898).

(2) SCHAFFNER (M.), The embryology of the Shepherd's Purse (*The Ohio Naturalist*, VII, nov. 1906).

(3) VANDENDRIES (R.), Contribution à l'étude du développement chez les Crucifères (*La Cellule*, XXV, p. 415, 1909).

du proembryon bicellulaire se cloisonneraient transversalement. Le noyau de la cellule-œuf, modifiée en un tube étiré, « se divise, dit-il, en deux noyaux dont l'un reste dans la région médiane et l'autre progresse vers l'extrémité. Tous deux se divisent à leur tour ; en même temps, l'extrémité du tube accuse un léger renflement dans lequel s'insinue le noyau supérieur issu de cette seconde division. Il se forme alors un léger étranglement qui indique la démarcation entre le filet suspenseur, à ce moment trinucléé, et le proembryon terminal. Une mince membrane achève la séparation des deux régions indiquées ». A l'occasion de ses recherches sur la double fécondation chez les Crucifères, GUIGNARD (1), en 1902, a accessoirement observé les premiers cloisonnements de l'œuf du *Capsella Bursa-Pastoris*. Il remarque que la première cloison transversale établit la ligne de démarcation entre le suspenseur et l'embryon proprement dit et que la cellule inférieure du suspenseur filamenteux définitivement constitué se renfle en une grosse vésicule allongée. Ses observations sont, en somme, conformes à celles de FAMINTZIN.

Désireux d'illustrer leur remarquable ouvrage sur la Morphologie des Angiospermes de nouvelles figures très exactes, reproduites à la chambre claire, COULTER et CHAMBERLAIN (2) ont examiné quelques stades du développement de l'embryon du *Capsella Bursa-Pastoris*. Au sujet des premières divisions, l'opinion qu'ils émettent est loin d'exprimer une loi rigoureuse. D'après eux, le proembryon est un filament de cellules, de longueur variable; ils ne nous renseignent nullement sur le nombre d'éléments dont peut se composer ce filament, ni sur la part que prennent chacune des deux premières cellules proembryonnaires à sa construction. Les trois figures 89 A, C, D de l'ouvrage en question sont semblables à celles que FAMINTZIN et GUIGNARD ont observées et à celles que j'ai moi-même rencontrées.

On voit combien sont encore incomplètes et mal définies

(1) GUIGNARD (L.), La double fécondation chez les Crucifères (*Journal de Bot. Morot.*, XVI, nº 11, 1902).

(2) COULTER (J.-M.) and CHAMBERLAIN (C.-J.), Morphology of Angiosperms, p. 196, New-York, 1912.

nos connaissances sur ce sujet essentiellement classique du développement de l'embryon chez les Crucifères. Puisque les opinions contradictoires ont été surtout soutenues en ce qui concerne le *Capsella Bursa-Pastoris*, il était naturel de s'adresser de nouveau à cet exemple pour tenter d'élucider cette question des premiers cloisonnements du proembryon, jusqu'à différenciation définitive de toutes ses parties. Cette plante, d'ailleurs, par la facile orientation de ses fruits, par la multitude et la petitesse des graines qui les remplissent, par les dimensions restreintes du proembryon qui permettent de l'obtenir tout entier dans une même coupe, se prête facilement à ce genre de recherches. Pour acquérir la plus grande certitude sur la filiation des cellules, je me suis attaché à saisir le plus grand nombre possible de figures de caryodiérèse, ne laissant subsister aucun doute sur l'ordre et la direction des divisions. D'une manière générale, l'étude cytologique, la forme et les dimensions des cellules, l'aspect du cytoplasme et du noyau, ont encore pu fournir d'utiles renseignements sur l'âge et la parenté des éléments. J'ai été amené, de ce fait, à examiner un grand nombre d'individus. La plupart des figures rencontrées, présentant quelques différences, ont été reproduites. On pourra ainsi facilement se rendre compte de l'exactitude et de la constance des lois qui dérivent de cette étude et mesurer l'étendue de leurs variations.

*
* *

Après formation, dans la cellule-œuf, de la première paroi transversale, engendrant un proembryon bicellulaire (fig. 1, 2, 3), c'est incontestablement dans la cellule basale que se produit la division suivante. Les figures 4, 5, 6, 7 représentent différentes phases de cette cytodiérèse : la division du noyau se fait selon une direction nettement verticale, et la membrane qui la suit prend une position nettement horizontale. Pendant ce temps, le noyau de la cellule apicale augmente peu à peu de volume ; il est en train de se diviser dans les coupes 9, 12, et la direction de sa division ne laisse subsister aucun doute sur l'orientation verticale de la cloison qui suivra. Cette cloison est déjà formée dans l'embryon représenté en 10, avant qu'au-

cune modification notable ne soit apparue dans l'une quelconque des deux cellules inférieures.

La figure 14 représente un proembryon dans lequel les

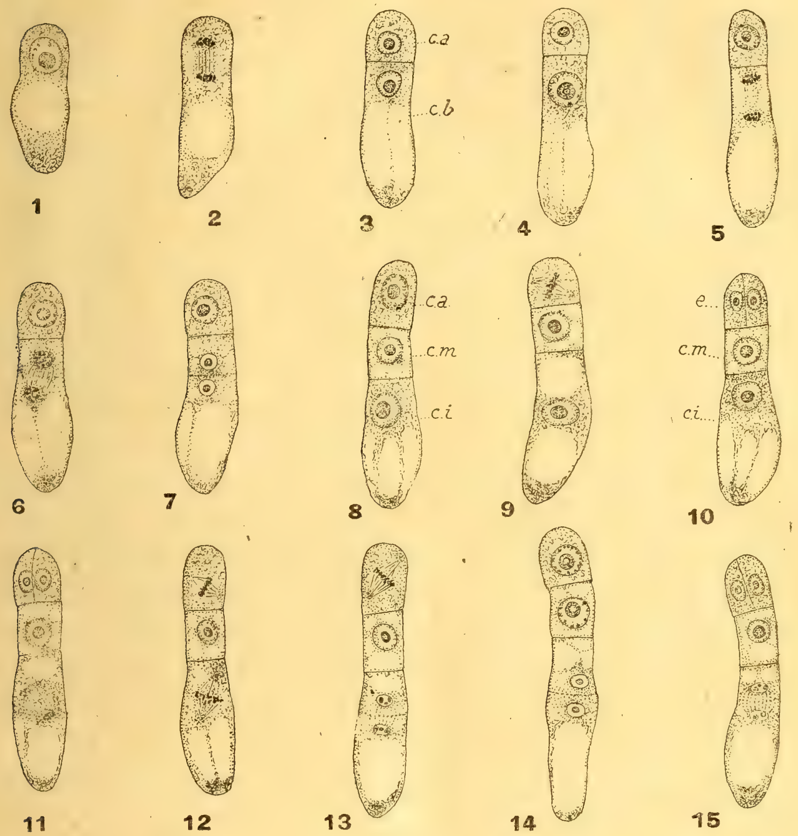


Fig. 1 à 15. — *Capsella Bursa-Pastoris* Mœnch. — Les premières divisions de l'œuf formation du proembryon bicellulaire (de 1 à 3) et de la tétrade proembryonnaire (de 4 à 10). De 11 à 15, division de la cellule inférieure de la tétrade. — *ca*, cellule apicale du proembryon ; *cb*, cellule basale du proembryon ; *cm*, cellule médiane ou cellule intermédiaire de la tétrade ; *ci*, cellule inférieure de la tétrade. — Gr. : 500.

deux noyaux des deux cellules supérieures, d'aspect tout à fait semblable, paraissent avoir atteint le même stade du développement. On peut supposer qu'ils sont frères et issus tous deux du noyau de la cellule apicale dont la division aurait précédé celle de la cellule basale.

Cette opinion pourrait être étayée par la direction du fuseau mitotique visible dans la figure 13, direction qui se rappro-

cherait peut-être plus de la verticale que de l'horizontale. Il me semble plus légitime d'admettre que la cellule supérieure du proembryon de la figure 14 représente encore la cellule apicale du proembryon bicellulaire, que son noyau, pour une raison quelconque, a été retardé dans son évolution, tandis que le noyau de la cellule placée au-dessous a accéléré la sienne. La figure 14 est la même que la figure 8 à un état plus avancé. De ce que les deux noyaux offrent des caractères semblables, il ne s'ensuit nullement qu'ils soient du même âge. Il ressort au contraire de la généralité de mes observations que le noyau de la cellule apicale évolue toujours plus lentement que celui de la cellule basale ; leur différence de marche peut parfois être telle que le premier se trouve devancé par l'un des noyaux issus de la division du second. C'est ce que démontrent clairement les deux stades de la caryodiérèse rencontrés dans le proembryon de la figure 13. Dans le proembryon de la figure 14, le phénomène serait plus accentué. Quant à la direction du fuseau dans la cellule apicale, il est bon de faire remarquer qu'elle n'est jamais franchement horizontale, l'un des pôles se plaçant par rapport à l'autre à un niveau d'autant plus élevé que la cellule est plus étroite et plus haute. Néanmoins, autant que me permettent de l'affirmer mes nombreuses observations, les jeunes cloisons se disposent toujours dans le plan vertical (fig. 10, 11, 15, 16).

L'étude des premiers stades du développement autorise à établir, dès maintenant, les faits généraux suivants : 1° la cellule basale du proembryon bicellulaire entre en division avant la cellule apicale ; 2° la cellule intermédiaire du proembryon tricellulaire (fig. 8) tire son origine de la cellule basale ; 3° le cloisonnement est horizontal dans la cellule basale, vertical dans la cellule apicale.

Ainsi se constitue la tétrade embryonnaire, que l'on rencontre la plupart du temps aux premières étapes du développement du sporophyte, et dont les quatre éléments donnent naissance à des parties bien distinctes de l'embryon ou de la plante. Dans le cas actuel, les deux cellules supérieures juxtaposées engendrent l'embryon proprement dit, en suivant dans leurs segmentations la marche déjà maintes fois décrite, aussi bien

chez le *Capsella Bursa-Pastoris* que chez d'autres espèces de la même famille. La cellule intermédiaire produit la plus grande partie du suspenseur, généralement six éléments, dont le supérieur devient l'hypophyse. La cellule inférieure fournit au suspenseur filamenteux le plus souvent deux éléments, quelquefois trois, et, du côté du micropyle, donne naissance à une grosse vésicule allongée dont le rôle paraît nettement être celui d'un haustorium.

*
* *

Examinons maintenant dans quel ordre se succèdent les divisions dans ces deux cellules inférieures superposées de la tétrade proembryonnaire. Comme le démontrent les figures 10 à 15, c'est la cellule (*ci*) voisine du micropyle qui se divise la première. Dans la figure 16, les deux cellules-filles *g* et *v* sont déjà nettement séparées; dans la figure 17, elles ont atteint des dimensions normales, la supérieure (*g*) présente même un développement plus considérable que la cellule intermédiaire (*cm*) du proembryon quadricellulaire, demeurée encore indivise. Dans la figure 18, le noyau de cette dernière cellule présente les premiers indices de caryodiérèse, et les figures 19, 20 et 21 nous font assister aux principales étapes de ce phénomène. A ce moment, comme le montrent les figures 22, 23, 24, le suspenseur tout entier se compose de quatre éléments superposés, tandis que la partie exclusivement embryonnaire est en train de se diviser en quatre cellules-quadrants ou même a déjà atteint ce stade du développement. On arrive ainsi au terme d'une deuxième période de l'évolution du suspenseur, caractérisé par la formation d'un proembryon octocellulaire, la constitution de la tétrade proembryonnaire ayant défini le terme de la première période.

La formation à peu près simultanée de quatre cellules aux dépens de la cellule apicale du proembryon bicellulaire et de quatre cellules également, aux dépens de la cellule basale, démontre clairement que la faculté de division est demeurée la même dans tous les éléments proembryonnaires (1). La

(1) On comparera utilement, à la figure 23, la figure 134 de mon travail antérieur sur l'embryogénie des Renonculacées (*Bull. Soc. Bot. France*, LVIII,

différenciation n'est apparue que dans la disposition prise par les deux groupes des quatre éléments; c'est elle surtout qui a

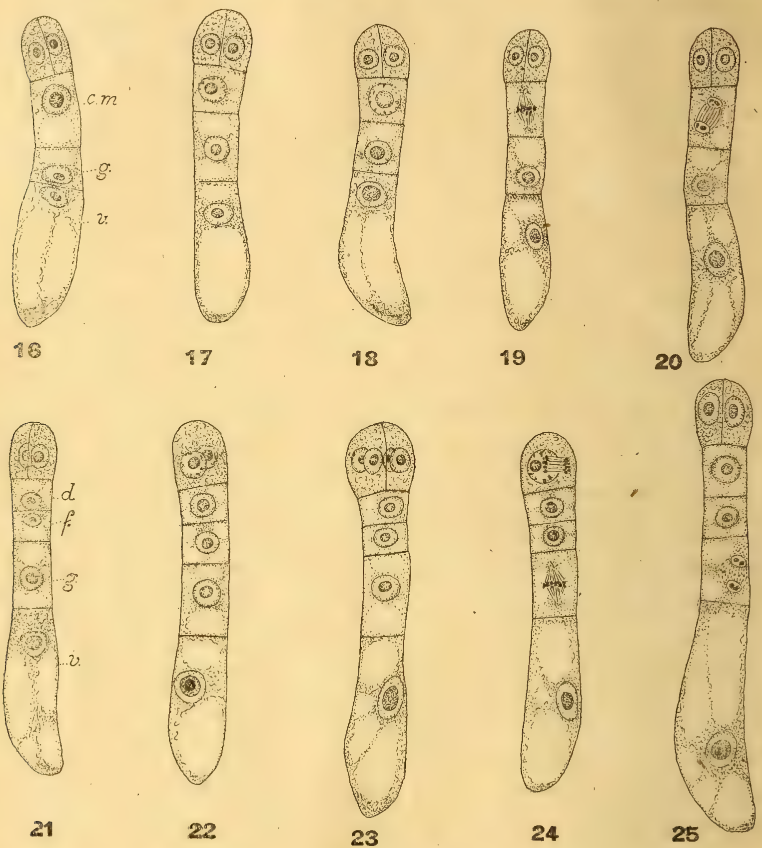


Fig. 16 à 25. — *Capsella Bursa-Pastoris* Mœnch. — Le proembryon depuis la formation de la tétrade jusqu'à la différenciation des quadrants embryonnaires. Développement du suspenseur quadricellulaire. — *cm*, cellule médiane ou intermédiaire de la tétrade ; *g*, cellule fille supérieure de la cellule inférieure (*ci*) de la tétrade ; *v*, cellule fille inférieure de cette même cellule, donnant en général naissance à la vésicule micropylaire ; *d* et *f*, cellules filles de *cm*. — Gr. : 500.

permis de reconnaître deux parties dans le proembryon : l'embryon proprement dit et le suspenseur, au sens large et

p. 547, 1911). Cette figure représente, au même stade, le proembryon du *Myosurus minimus* L. Dans les deux cas, la celulle apicale et la cellule basale, par deux divisions successives, ont donné naissance chacune à quatre éléments. Cependant, tandis que, chez la *Capsella Bursa-Pastoris*, les quatre éléments issus de la cellule basale forment une série longitudinale sans différenciation apparente, chez le *Myosurus minimus*, ces mêmes éléments se sont nettement séparés en deux groupes de deux, par suite du cloisonnement vertical qui a entraîné la différenciation précoce de l'hypophyse.

primitif de ce dernier mot. A partir de ce moment, les différenciations devenant plus accentuées, certaines cellules cessant de se diviser pour s'adapter à des fonctions nouvelles, d'autres poursuivant d'une manière plus active leurs segmentations, on arrive à distinguer dans le suspenseur : 1° la vésicule micropylaire ; 2° le filament ou cordon cellulaire ; 3° l'hypophyse.

*
* *

Le premier élément qui, dans le suspenseur quadricellulaire, subit une différenciation définitive, c'est la cellule voisine du micropyle. On a déjà pu remarquer facilement que la cellule basale du proembryon bicellulaire diffère de la cellule apicale non seulement par ses dimensions, mais par un autre caractère qu'elle hérite de la cellule-œuf et même de l'oosphère, la bipolarité. Dans sa région inférieure se trouve une vaste vacuole ; sa partie supérieure est occupée par un protoplasme assez dense au sein duquel est placé le noyau. Ce caractère, qui paraît avoir une assez grande signification pour la détermination du mode de fonctionnement de la cellule, se transmet à la cellule *ci* de la triade et de la tétrade proembryonnaires (fig. 8, 9, 10) et à la cellule *v* qui en est issue. Il disparaît quand le suspenseur est devenu quadricellulaire. Le noyau quitte la région supérieure, gagne le fond de la cellule ou se fixe quelque part contre la paroi, au-dessous de la ligne médiane généralement. Il augmente de volume, son nucléoplasme devient plus clair ; le nucléole grossit et se colore fortement en laissant apparaître, dans son intérieur, un ou plusieurs nucléolules d'aspect varié. Dans certains cas, le nucléoplasme semble disparaître tout à fait ; on ne distingue qu'un noyau-nucléole homogène très chromatique avec de petits nucléolules très réfringents. Pendant ce temps, le cytoplasme s'appauvrit ; il devient à peine colorable ; de grandes vacuoles arrivent peu à peu à occuper toute la cavité cellulaire. Ces nouveaux caractères, surtout les phénomènes nucléaires, prouvent que la cellule perd ou a perdu sa faculté de division.

L'étude des stades ultérieurs du développement montre, en effet, qu'elle se transforme, dès maintenant, en une grosse

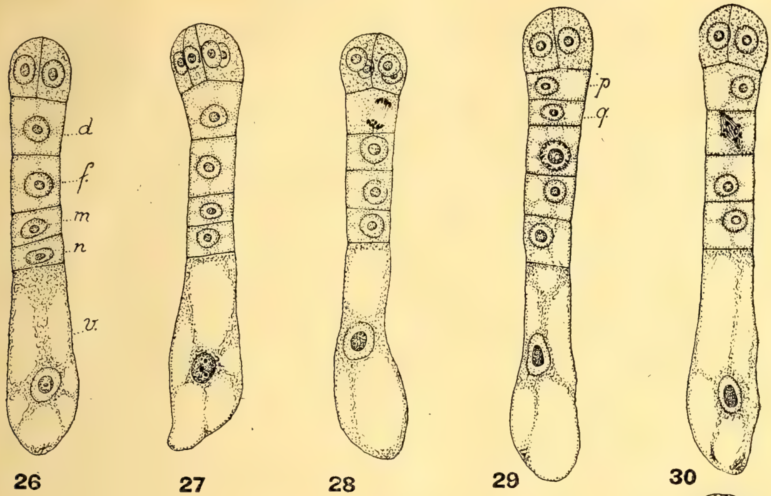
vésicule pleine de liquide, remarquée par tous les auteurs e ayant fait, dès 1849, l'objet de très intéressantes observations de la part de TULASNE (1). « Mais en même temps qu'a lieu cet accroissement en longueur (de l'embryon), dit cet auteur, se produit un phénomène que n'offrent point au même degré les autres Crucifères déjà étudiées, je veux dire l'extrême dilatation de la partie basilaire du suspenseur ou de la vésicule embryonnaire originaire. Celle-ci, en effet, se convertit en un utricule obovale qui, après avoir rempli toute la cavité supérieure du sac embryonnaire, paraît déterminer sa rupture et sa destruction plus ou moins complète par suite de l'énorme développement qu'il acquiert. » En terminant, je reviendrai sur le rôle que semble jouer cette vésicule. Pour le moment, ce qu'il faut retenir, c'est que, avant de lui donner naissance, la cellule basale du proembryon bicellulaire subit au moins deux divisions. Elle peut en subir une troisième, comme on le verra plus loin, après avoir examiné ce que deviennent, pendant cette période, la cellule sœur de la vésicule et les deux cellules filles de la cellule intermédiaire de la tétrade proembryonnaire.

La cellule *g* (fig. 21, 22, 23) se divise transversalement comme le montrent les figures 24, 25 et 26. Les deux éléments auxquels elle donne naissance augmentent peu à peu de volume, au fur et à mesure que s'accroît le suspenseur. Leur forme reste à peu près la même ; ils demeurent cylindriques ; d'abord très aplatis, leur hauteur arrive généralement à dépasser le diamètre de leur section. Ces deux cellules, jusqu'au moment dela différenciation définitive du suspenseur, ne seront le siège d'aucune autre division. Celles que l'on peut voir dans les figures 26 et 27 se retrouvent dans les figures 41, 50 et 53 ; elles constituent les deux éléments les plus inférieurs du suspenseur filamenteux adulte. Ainsi, à ce moment, toutes les parties que fournit, dans le cas le plus général, la cellule inférieure (*ci*) de la tétrade proembryonnaire sont définitivement différenciées.

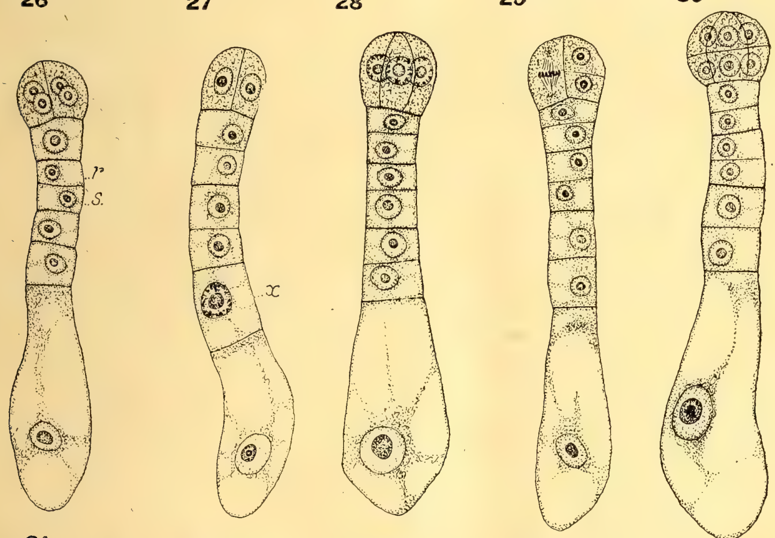
Les deux cellules *d* et *f* (fig. 21 et 26), issues de la cellule

(1) TULASNE (L.-R.), *loc. cit.*, p. 97.

intermédiaire de la tétrade, donnent naissance chacune à deux cellules superposées. Ordinairement, c'est la cellule la



26 27 28 29 30



31 32 33 34 35

Fig. 26 à 35. — *Capsella Bursa-pastoris* Mœnch. — Le proembryon depuis la formation des quadrants jusqu'à celle des octants. Différenciation de la vésicule micropylaire et développement du filament-suspenseur à six cellules. — *d* et *f*, cellules issues de la cellule intermédiaire de la tétrade ; *m* et *n*, cellules issues de la cellule *g* (Voir figures précédentes) ; *v*, vésicule à différents états de son développement ; *p* et *q*, cellules-filles de *d* ; *r* et *s*, cellules-filles de *f* ; *x*, cellule *g* non encore cloisonnée ou cellule issue d'une nouvelle division de la cellule basale. — Gr. : 500.

plus voisine de l'embryon qui se divise la première, comme le démontrent les figures 28 et 29 ; mais, dans beaucoup d'autres

cas, sa sœur peut entrer auparavant en division, comme on peut le voir dans les figures 30 et 31. Au terme de ces deux cytodiérèses, la partie filamenteuse du suspenseur comprend six éléments cylindriques ; c'est le moment où les quadrants se cloisonnent transversalement pour engendrer les octants embryonnaires (fig. 33, 34, 35).

Le suspenseur de l'embryon représenté dans la figure 32 offre un cas particulier susceptible de deux interprétations. On peut admettre que les quatre éléments supérieurs se sont constitués aux dépens de la cellule intermédiaire de la tétrade de la même manière que les quatre plus jeunes éléments des embryons représentés en 33 et 34. D'après cette façon de voir, la cellule x, en se cloisonnant transversalement, comme elle paraît devoir le faire bientôt, engendrerait un filament suspenseur composé de six cellules, et l'on retomberait dans le cas ordinaire des figures 33, 34, 35. On peut supposer, en second lieu, que les deux éléments du haut seuls sont engendrés par la cellule intermédiaire, les quatre autres ayant pris naissance aux dépens de la cellule inférieure de la tétrade. Dans ce cas, la cellule, qui dans le suspenseur quadricellulaire (fig. 21, 22, 23) se transforme directement en une grosse vésicule, se cloisonnerait encore une fois transversalement pour fournir, au moins un, vraisemblablement deux éléments au filament suspenseur, tandis que la nouvelle cellule basale se différencierait en vésicule, comme le démontrent les phénomènes cytologiques qu'elle présente déjà. A l'appui de cette dernière hypothèse, on peut invoquer la règle énoncée par Famintzin et, dans une certaine mesure, les divisions surnuméraires, normales et anormales, de la cellule inférieure, observées dans certaines formes embryonnaires que je vais maintenant envisager.

Les figures 36 à 40 représentent des proembryons dans lesquels la cellule basale du proembryon bicellulaire se cloisonne encore une fois transversalement, après formation du suspenseur quadricellulaire. Cela ressort nettement de la comparaison des figures 36 et 22. Dans les deux cas, les proembryons paraissent être du même âge ; les quadrants ne sont pas encore constitués dans la partie exclusivement embryon-

naire, et la totalité du suspenseur comprend un nombre comparable de cellules. Dans la figure 36, la cellule inférieure offre des phénomènes très nets de division directe. On ne distingue pas de fibres fusoriales dans son cytoplasme; le noyau s'est séparé en deux masses chromatiques aplaties de dimensions inégales et de forme très irrégulière. L'inclinaison de ces deux masses, les caractères de la nouvelle membrane indiquent que l'étranglement du noyau mère s'est produit vers la gauche et

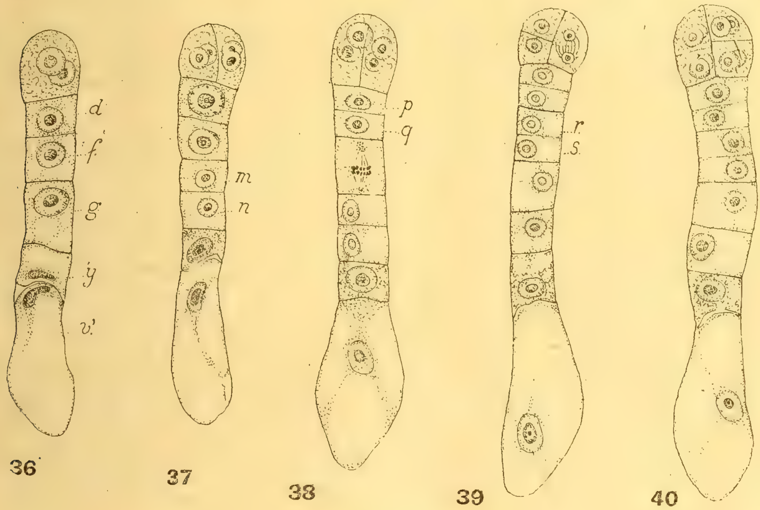


Fig. 36 à 40. — *Capsella Bursa-Pastoris* Mœnch. — Quelques formes proembryonnaires montrant le troisième cloisonnement transversal de la cellule basale du proembryon bicellulaire. — *y* et *v'*, cellules issues de cette division. Pour les autres lettres, voir les figures précédentes. — Gr. : 500.

que la séparation a progressé vers la droite. Dans la figure 37, tout porte à croire que la division a également été directe; mais, dans les figures 38, 39, 40, les noyaux ayant repris un aspect normal, il est difficile de savoir s'ils ont pris naissance par mitose ou par amitose. La cellule *y* ainsi engendrée se distingue assez longtemps, par sa colorabilité, des autres cellules placées au-dessus; sa forme demeure cylindrique et, sans se cloisonner de nouveau, elle fait définitivement partie du filament suspenseur. Cette division de la cellule basale se produit, dans le cas de la figure 43, à un stade assez reculé du développement, à un moment où la vésicule est déjà profondément différenciée; la paroi s'établit dans la région ventrale

séparant deux cellules géantes, et les deux noyaux, informes et très inégaux, paraissent avoir perdu toute vitalité. Ce cas montre, d'une manière plus frappante que les précédents, quelle signification on doit attribuer à la division directe de la cellule basale; ce phénomène apparaît comme un signe d'épuisement, il prouve que la cellule inférieure du suspenseur ne subira pas d'autre division. On est à peu près d'accord, en effet, pour considérer la division directe ou la fragmentation du noyau, dans les cellules des êtres supérieurs, comme se produisant seulement dans de gros éléments n'ayant plus qu'un rôle de sécrétion à jouer et appelés ensuite à une dégénérescence rapide.

Les autres cellules du filament, dans les figures 36 à 40, se divisent selon l'ordre que j'ai déjà indiqué au sujet des figures 24 à 35. Ainsi, dans la figure 37, la cellule *g* a engendré les deux cellules *m* et *n*; dans la figure 38, *d* a donné naissance à *p* et à *q* et *f* est en train de se segmenter en deux cellules filles *r* et *s*. Au moment de la constitution des octants, le filament suspenseur, dans ces formes embryonnaires, compte sept éléments au lieu de six. On entre ensuite dans la dernière phase du développement du suspenseur, celle qui nous permet d'assister à la naissance et à la différenciation de la cellule hypophysaire.

*
* *

Les cellules *r* et *s* ne se divisent généralement plus dans la suite; comme les cellules *m* et *n*, elles font partie du suspenseur adulte; ayant atteint un certain volume, elles s'adaptent définitivement à des fonctions nouvelles; leur protoplasme devient très vacuolaire, leurs noyaux moins riches en éléments chromatiques. Les cellules *p* et *q* se cloisonnent transversalement au moment de la séparation de l'épiderme dans la partie exclusivement embryonnaire. Selon la règle générale, c'est la cellule la plus rapprochée du sommet, c'est-à-dire la cellule *p* qui se divise la première, ainsi que le témoignent les figures 42 et 45. Cette division a eu lieu dans les figures 46 et 47; elle a donné naissance à deux cellules très aplaties *h* et *j*. Pendant ce temps, des signes de division prochaine appa-

raissent dans la cellule q ; dans les figures 48, 49 et 50, cet élément en a engendré deux autres k et l. Comme nous l'avons déjà vu au sujet de la segmentation des cellules d et f (fig. 27, 28, 29, 30), il arrive fréquemment que la cellule q entre en division avant la cellule p. Il ne m'a pas été possible de rencontrer, dans la cellule q, une figure de caryocinèse me per-

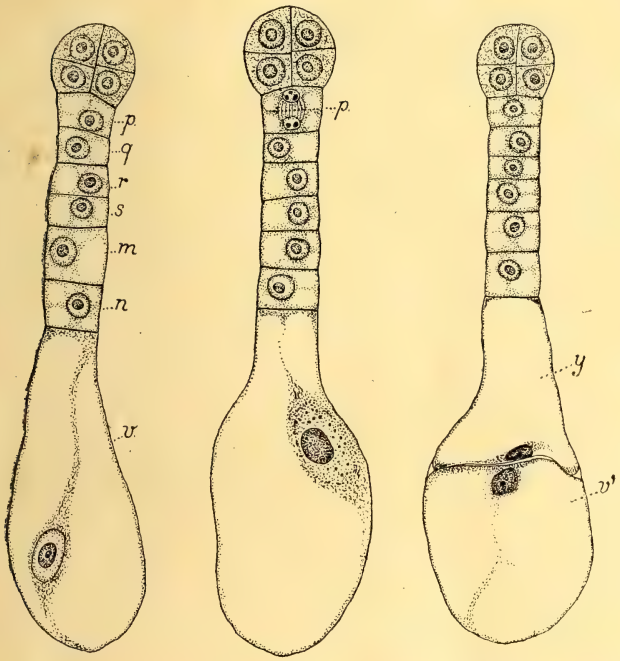


Fig. 41 à 44. — *Capsella Bursa-Pastoris* Mœnch. — Le suspenseur au stade des octants. En 42, cytodiérèse de la cellule supérieure (p) du filament. En 43, division directe anormale de la vésicule. En 44, filament suspenseur octocellulaire. — p, q, r, s, m, n, cellules du filament normal ; v, vésicule micropylaire ; y et v', cellules issues de la division directe de la cellule v. — Gr. : 500.

mettant d'assister à sa division. Néanmoins, l'aspect qu'elle offre dans les figures 45 et 47, où elle présente les signes ordinaires d'une segmentation prochaine, prouve surabondamment que c'est bien à ses dépens qu'ont pris naissance les deux cellules aplaties que l'on distingue, à sa même place, dans les figures 48 et 49, au-dessous de la cellule du sommet en division. C'est encore ce qui a dû avoir lieu dans le cas de la figure 51 où les deux cellules placées au-dessous des deux plus voisines du sommet ont acquis, par rapport à ces dernières, un

assez grand développement. Cependant cet embryon peut aussi être considéré comme une forme se rattachant directement à celle de la figure 40, la vésicule et la cellule qui la surmonte pouvant être sœurs; dans ce cas, son suspenseur représenterait le même stade du développement que celui de la figure 46. Les suspenseurs que l'on voit dans les figures 44 et 52 parais-

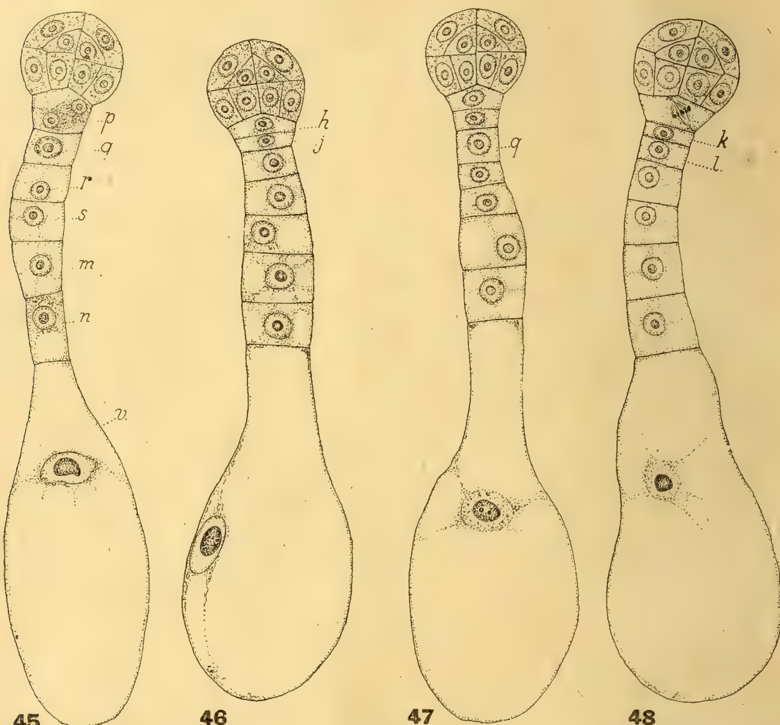


Fig. 45 à 48. — *Capsella Bursa-Pastoris* Mœnch. — Le suspenseur au moment de la différenciation du dermatogène. En 45 et 48, division de la cellule (p) du sommet. — p, q, r, s, m, n, cellules du filet suspenseur hexacellulaire ; v, vésicule micropylaire ; h et j, cellules issues de la division de p ; k et l, cellules issues de la division de q. — Gr. : 500.

sent particulièrement développés, étant donné le stade atteint par le globule embryonnaire ; la partie filamenteuse assez longue comprend un nombre de cellules supérieur à celui que l'on trouve ordinairement. On peut rattacher la figure 44 à la figure 32 : la cellule x de cette dernière aurait engendré les deux cellules voisines de la vésicule, et les deux cellules du sommet auraient, de même, par cloisonnement transversal, donné naissance aux quatre cellules de la même région dans

la figure 44. Le suspenseur de la figure 52 s'accommode très bien de l'interprétation d'après laquelle la vésicule et la cellule voisine seraient sœurs et issues d'un troisième cloisonnement de la cellule basale, les huit autres cellules ayant pris naissance par un processus analogue à celui qui

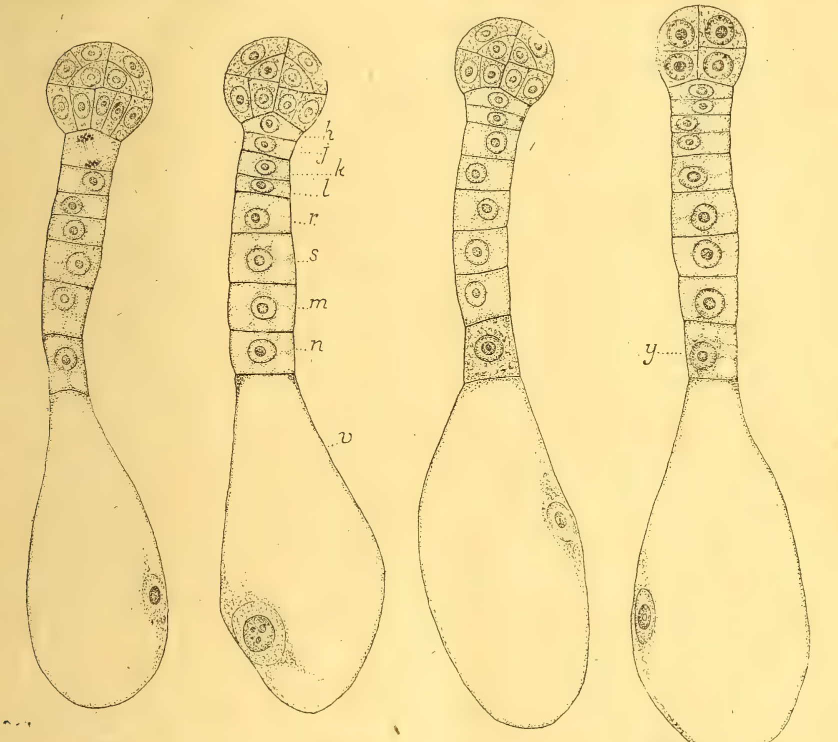


Fig. 49 à 52. — *Capsella Bursa-Pastoris* Mœnch. — Les derniers stades du développement du suspenseur. En 50, filet suspenseur normal octocellulaire. En 52, filament suspenseur à 9 cellules. — *h, j, k, l, r, s, m, n*, cellules du filet suspenseur octocellulaire ; *v*, vésicule micropylaire ; *y*, cellule issue du cloisonnement de la vésicule. — Gr. : 500.

a engendré les huit cellules des formes normales (fig. 50).

C'est la cellule *h* qui, d'une manière générale, devient la cellule hypophysaire. J'ai déjà indiqué, dans un travail antérieur (1), sur quel critérium on doit se fonder pour définir cette cellule. Elle s'individualise par son mode de cloisonnement, différent de celui des cellules qui l'ont précédée à la

(1) Souèges (R.), Nouvelles recherches sur le développement de l'embryon chez les Crucifères (*Ann. Sc. nat.*, *Bot.*, 9e série, XIX, p. 334, 1914).

même place. Chez les Crucifères (1), l'hypophyse sera la cellule du sommet du suspenseur qui, au lieu de se diviser par une paroi horizontale intéressant uniquement la membrane périphérique du suspenseur, se segmente par une cloison en verre de montre venant s'appuyer sur les parois latérales du dermatogène, à ce moment nettement différencié. Cette segmentation est généralement précédée d'une modification de la forme de la cellule qui, d'abord cylindrique,

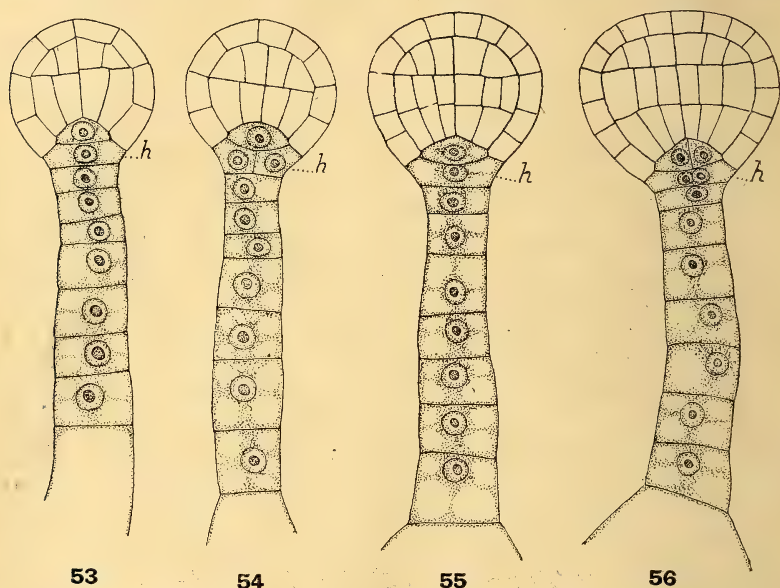


Fig. 53 à 56. — *Capsella Bursa-Pastoris* Mœnch. — La différenciation de l'hypophyse dans le cas du filament suspenseur octocellulaire. — *h*, hypophyse. — Gr. : 500.

devient convexe supérieurement et pénètre plus ou moins profondément dans les tissus de l'embryon proprement dit. Dans les figures 53 et 55, cette cloison, séparant les deux premiers étages hypophysaires, s'est formée à deux périodes du développement embryonnaire assez différentes. Les figures 54 et 56 représentent des états plus avancés de l'évolution de l'hypophyse et permettent de se rendre compte que la huitième cellule du filament suspenseur a encore donné naissance à ce jeune tissu.

(1) Chez l'*Alyssum macrocarpum*, d'après L.-C. Riddle (*loc. cit.*), la première cloison de l'hypophyse est verticale, comme chez la plupart des Renonculacées.

Quand, au moment de la différenciation de l'hypophyse, le filament suspenseur comprend neuf cellules, au lieu de huit, la neuvième peut provenir, ou bien du cloisonnement surnuméraire de la cellule basale, comme le montrent les figures 36 à 40, ou bien d'une division de la huitième (*h*) par une paroi venant s'appuyer, non pas sur les cloisons latérales du

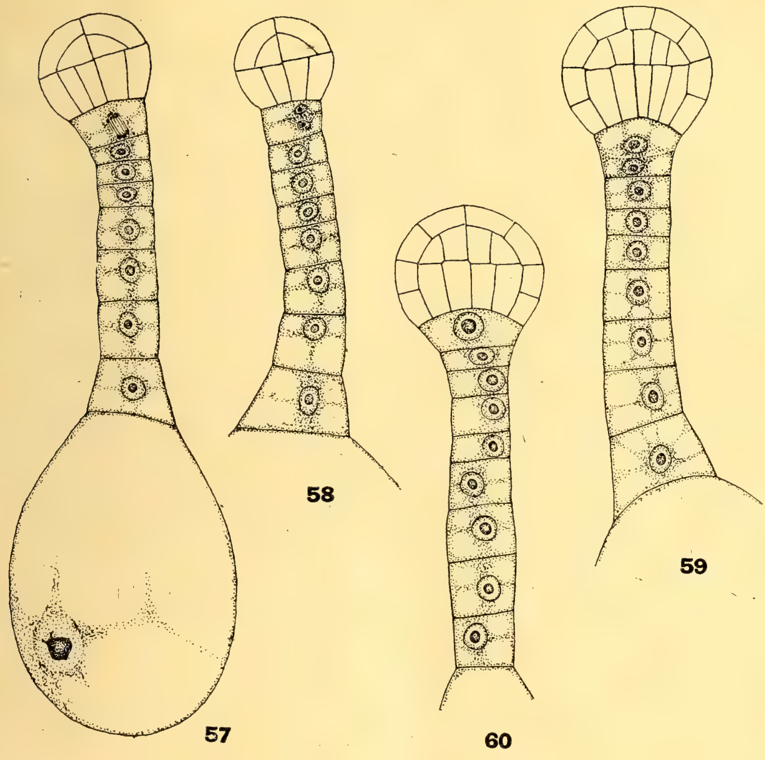
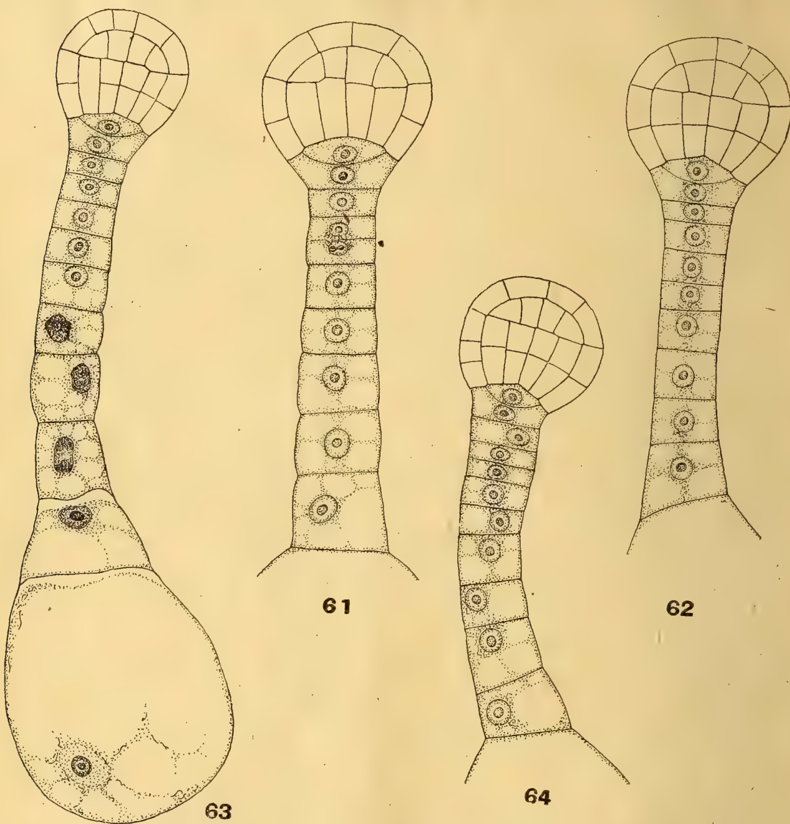


Fig. 57 à 60. — *Capsella Bursa-Pastoris* Mœnch. — Formation d'une neuvième cellule à la partie supérieure du filament suspenseur. En 60, cette cellule très développée va prochainement se différencier en cellule hypophysaire. — Gr. : 500.

dermatogène, mais sur la membrane périphérique du suspenseur. Dans ce dernier cas, l'hypophyse appartient à une génération cellulaire plus jeune. Les figures 57, 58 et 59, qui permettent de voir la cytodiérèse de la cellule *h* à des stades où les dermatosomes sont nettement disposés en une plaque cellulaire précédant la membrane véritable, constituent une démonstration de ce mode de génération de la neuvième cellule du filament. Un neuvième élément peut encore se former

aux dépens d'un de ceux qui sont placés au-dessous, par exemple, aux dépens de la cellule *k*, comme le montre la figure 61. Mais, dans ce cas, il est nécessaire de faire remarquer que la différenciation de l'hypophyse a précédé cette division.

Quand, au moment de la différenciation de l'hypophyse, le



61 62 63 64

Fig. 61 à 64. — *Capsella Bursa-Pastoris* Mœnch. — Filaments suspenseurs présentant neuf ou dix cellules au moment où la cellule hypophysaire vient de se différencier. — Gr. : 500.

filament suspenseur comprend dix cellules, ce qui est exceptionnel, les deux premiers cas qui viennent d'être envisagés, lorsqu'il se forme neuf cellules, peuvent se trouver réunis. Ou bien encore, deux éléments voisins du sommet peuvent se cloisonner une autre fois, comme le démontrerait la figure 61. Enfin, un nouvel élément peut se former à la base du suspenseur, soit qu'il provienne de la segmentation de la cellule *y*

(fig. 37 à 40), soit qu'il prenne naissance aux dépens de la cellule basale, qui subirait, de cette manière, une quatrième division. C'est ainsi que l'embryon, figuré en 63, présente au-dessus de la vésicule, quatre cellules, nettement originaires de la cellule *ci* de la tétrade proembryonnaire, parmi lesquelles les deux inférieures ont pris naissance par l'un ou l'autre des deux processus que je viens d'indiquer. Cet embryon, exceptionnellement rencontré, offre, d'ailleurs, des caractères particuliers qui doivent le faire placer en marge du schéma ordinaire du développement ; il ne présente pas, en effet, entre la vésicule et le filament, une ligne de démarcation bien tranchée, et les noyaux des trois premières cellules de la moitié inférieure du suspenseur sont le siège de phénomènes de dégénérescence qu'on ne rencontre pas généralement à ce stade.

*
* *

Il est inutile de poursuivre plus loin l'étude du suspenseur. Les parties qui se différencient aux dépens des deux cellules inférieures de la tétrade proembryonnaire sont, dès maintenant, définitivement constituées. La vésicule micropylaire s'étend, dans sa région inférieure, jusqu'au voisinage de l'épiderme externe du tégument séminal (1), ayant digéré tous les tissus qui se trouvaient entre cette assise et la cavité du sac. Un étranglement de cette cavité indique ses limites, dans sa région supérieure ; à ce même niveau commence le filament suspenseur et se retrouve, dans son intégrité, l'assise interne du tégument, dont les cellules, légèrement épaissies et subérisées, forment obstacle à l'activité dévorante de la vésicule. Celle-ci apparaît nettement jouer le rôle d'un haustorium, d'une cellule géante en suractivité d'assimilation et de sécrétion, devenant peut-être finalement un vaste réservoir de liquides nutritifs. L'hypophyse, autre partie du corps embryonnaire tirant son origine du suspenseur, n'appartient plus, à partir de maintenant, au suspenseur, mais à l'embryon. Son développement,

(1) Le développement et la structure du tégument séminal du *Capsella Bursa-Pastoris* ont été étudiés par Guignard en 1893 [Guignard L., Recherches sur le développement de la graine et en particulier du tégument séminal (*Journal de Bot. Morot*, VII, p. 8, 1893)].

ultérieur a été décrit dans les différents travaux qui ont pris pour objet l'étude de cet organe. Quant au filament suspenseur, il demeure constitué d'une série de cellules dont le nombre ne varie guère au-dessus des limites que j'ai fait connaître. Peu importe, d'ailleurs, puisque ce filament n'est le siège d'aucune différenciation nouvelle, qu'il s'acccroisse de quelques autres éléments, que ceux-ci naissent à tel endroit et dans tel ordre déterminé! Le rôle de ce cordon semble être celui d'un trait d'union entre la vésicule et l'hypophyse, et sa forme filamenteuse paraît due à la pression exercée latéralement par les noyaux d'albumen qui s'entassent au fond de la chambre micropylaire du sac.

La formation de huit cellules superposées dans la partie filamenteuse du suspenseur ne présentant qu'un caractère de grande généralité et non la rigueur d'une règle absolue, on voit qu'il n'est pas possible de déterminer avec précision toutes les circonstances qui concernent l'origine de la cellule hypophysaire. On ne peut pas dire, au moment de son individualisation dans tel cas donné, quel est son âge véritable, au terme de quelles générations (la cinquième ou la sixième) elle se différencie. Néanmoins on peut se rendre compte de sa filiation, de la série des divisions qui lui donnent naissance, et cela résout, d'une manière qui doit nous paraître satisfaisante, la question de la genèse de cette cellule.

*
* *

Les figures schématiques 65 et 66, en montrant la succession des divisions dans les deux cellules inférieures de la tétrade proembryonnaire, constituent un résumé des observations contenues dans ce travail. La figure 65 (I) représente le cas régulier, celui qui ressort de la grande majorité des formes étudiées. Dans ce cas, la cellule intermédiaire de la tétrade donne naissance à six éléments superposés dont le supérieur devient l'hypophyse ; la cellule inférieure de la tétrade se cloisonne seulement deux fois pour engendrer deux éléments du filament suspenseur et la grosse vésicule micropylaire. La figure 65 (II et III) représente des formes dérivées dans

lesquelles les deux cellules du sommet du suspenseur, avant la différenciation de l'hypophyse, se cloisonnent encore une fois transversalement. Dans ces deux cas, le filament suspenseur se compose de neuf ou de dix cellules, et l'hypophyse appartient à une génération cellulaire plus jeune.

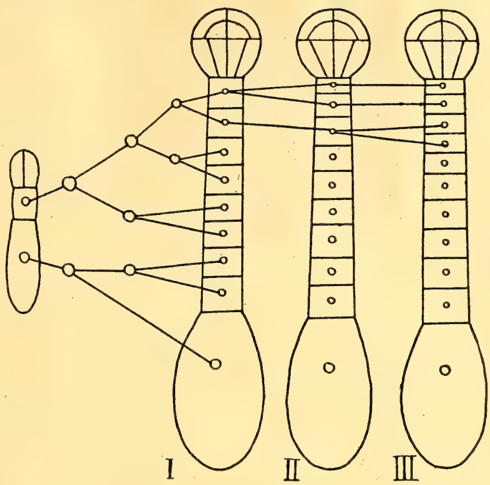


Fig. 65. — *Capsella Bursa-Pastoris* Mœnch. — Figure schématique montrant le développement du suspenseur aux dépens des deux cellules inférieures de la tétrade, dans le cas où la cellule basale du proembryon bicellulaire se cloisonne seulement deux fois en direction basipète.

La figure 66 (I, II, III) schématise la marche des cloisonnements quand la cellule basale du proembryon bicellulaire se segmente une troisième fois en direction basipète. D'après ces processus de division, le filament suspenseur adulte comprend neuf ou dix cellules superposées. En 66 (I et III), l'hypophyse, comme dans le cas de la figure 65 (I), appartiendrait à la cinquième génération cellulaire ; en 66 (II), elle appartiendrait à la sixième. A ces figures, on pourrait en ajouter une autre montrant le quatrième cloisonnement de la cellule basale et expliquant, d'une manière apparente, avec la figure 66 (III), les deux interprétations auxquelles a donné lieu

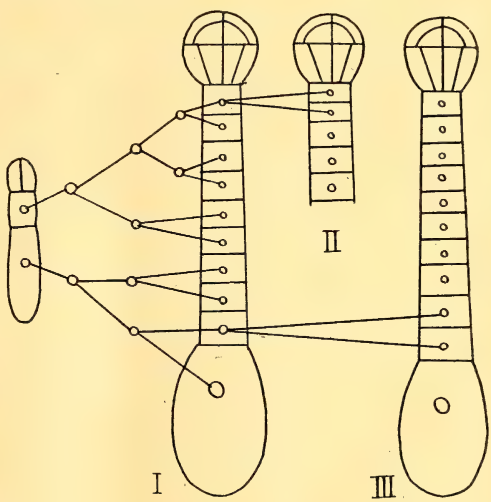


Fig. 66. — *Capsella Bursa-Pastoris* Mœnch. — Figure schématique montrant le développement du suspenseur aux dépens des deux cellules inférieures de la tétrade, dans le cas où la cellule basale du proembryon bicellulaire se cloisonne trois fois en direction basipète.

l'embryon représenté en 63. On comparera à ces schémas ceux que l'on peut établir d'après la loi formulée par FAMINTZIN. Cet auteur représente un proembryon dans lequel la cellure inférieure, s'étant cloisonnée trois fois en direction basipète, a engendré un filament suspenseur qui, en dehors de la vésicule, comprend trois cellules divisées chacune en deux cellules-filles. Le mode de formation de ces six cellules peut donc être schématisé comme le montre la figure 67. En partant de cette figure, on peut arriver par deux processus conformes à la règle de FAMINTZIN, à la construction d'un filament suspenseur octocellulaire. D'après le premier, la cellule inférieure du proembryon bicellulaire se serait cloisonnée une quatrième fois transversalement (fig. 68) ; d'après le second, les divisions auraient été surtout actives dans la partie supérieure voisine de l'embryon proprement dit (fig. 69). Aucune de mes observations ne vient à l'appui de la première manière de voir ; quelques-unes des formes que j'ai rencontrées peuvent se rattacher au deuxième schéma, mais elles sont apparues comme des exceptions, qui prennent place difficilement dans la série ordinaire des formes appartenant au développement normal et qui, finalement, paraissent engendrer des filaments cellulaires composés de dix éléments. D'autre part, la loi de FAMINTZIN laisse supposer que la différenciation de l'hypophyse et surtout celle de la vésicule micropylaire seraient beaucoup plus tardives qu'elles ne le sont en réalité.

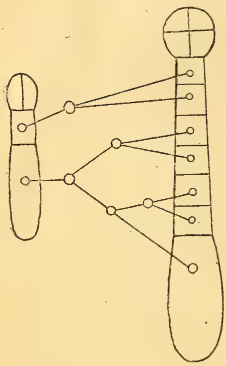
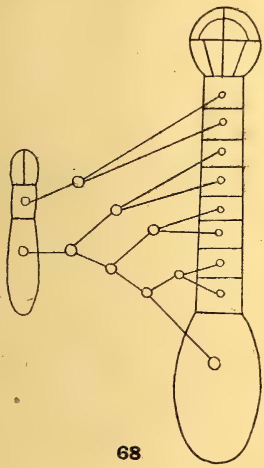


Fig. 67.— *Capsella Bursa-Pastoris* Mœnch. — Figure schématique construite d'après les données (texte et figures) de FAMINTZIN.

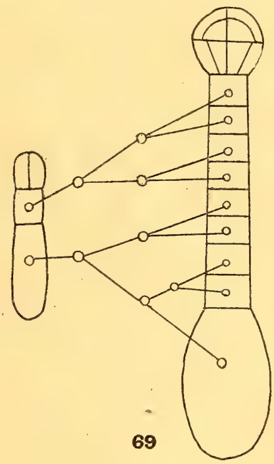
*
* *

Les limites très restreintes du sujet ne permettent pas de tirer des observations précédentes des conclusions d'une grande portée générale. Il est bon néanmoins de faire remarquer que, chez le *Capsella Bursa-Pastoris*, comme cela a déjà été observé dans un grand nombre d'autres cas, il se forme une tétrade

proembryonnaire comparable à celle que j'ai rencontrée chez le *Myosurus minimus* et chez la plupart des Renonculacées. Les deux cellules inférieures superposées de la tétrade présentent, dans les deux cas, des destinées bien différentes. Comme on vient de le voir, la cellule intermédiaire, chez le *Capsella Bursa-Pastoris*, donne naissance à l'hypophyse et à la partie distale, composée de six éléments, du filament suspenseur ; la partie proximale de ce filament, comprenant deux à quatre cellules, et la grosse vésicule micropylaire tirent leur origine de la cel-



68



69

Fig. 68 et 69. — *Capsella Bursa-Pastoris* Mœnch. — Figures schématiques que l'on peut construire, d'après la loi de FAMINTZIN, à partir de la figure 67.

lule la plus inférieure de la tétrade. Les destinées de ces deux cellules se confondent donc dans une certaine mesure, puisque elles concourent toutes deux à édifier une même partie du proembryon, le suspenseur proprement dit. Chez le *Myosurus minimus*, dès le moment de leur différenciation dans le proembryon quadricellulaire, les deux cellules inférieures sont appelées à jouer un rôle bien déterminé dans la construction de deux parties du corps proembryonnaire bien distinctes, l'hypophyse et un suspenseur court et massif.

Il ne paraît pas du tout probable que la marche des cloisonnements, dans les deux cellules inférieures de la tétrade, suive, chez toutes les Crucifères, la même règle que chez le *Capsella Bursa-Pastoris*. Il semble au contraire résulter des observations

émises par la plupart des auteurs, au cours de leurs Mémoires (1), que le suspenseur, dans les limites de la famille, offre des différences importantes quant à son développement, au nombre, à l'ordre de formation et à la différenciation de ses cellules. A cet égard, l'étude approfondie de l'origine et des destinées des cellules inférieures primitivement constituées dans le proembryon paraît présenter un intérêt de premier ordre; le développement de l'embryon proprement dit, aux dépens des deux cellules supérieures juxtaposées, étant dépourvu de variations, c'est sur cette étude seule que pourrait être fondée l'embryogénie comparée de la famille.

(1) Par exemple, dans le travail de R. Vandendries (*loc. cit.*), on peut lire, page 441 : « Nous tenons à signaler que le nombre de cellules du filet suspenseur reste, dans *Cardamine pratensis* et *Draba verna*, réduit à trois, alors que, conformément aux observations de Schaffner, on en compte un plus grand nombre dans le *Capsella Bursa-Pastoris.* »

RECHERCHES

SUR LES

LICHENS DE LA FAMILLE DES PELTIGÉRACÉES

Par M. et Mme FERNAND MOREAU

INTRODUCTION

Ce travail est le premier d'une série de publications que nous avons l'intention de consacrer aux Lichens. Un intérêt puissant s'attache à l'étude de ces végétaux. On sait qu'on les considère comme le résultat de l'union d'une Algue, dite gonidie, et d'un Champignon, associés dans une symbiose étroite ; toutes les questions relatives au mode de vie, à la nutrition, à la structure, à la reproduction des Algues et des Champignons méritent d'être étudiées chez les Algues et les Champignons des Lichens ; la nature même de leur association, la façon dont elle s'établit à l'origine d'un Lichen et dont elle se maintient au cours de son développement, la manière dont elle s'est introduite autrefois entre des organismes qui avaient jusque-là mené une vie autonome et dont elle s'est conservée au cours de leur phylogénie, les réactions des deux associés l'un sur l'autre, les progrès successifs d'une symbiose peut-être intermittente au début, devenue habituelle, sont autant d'objets de recherche dont la connaissance est encore peu avancée et dont l'exposé constituera plus tard l'un des chapitres les plus importants de la Physiologie et de la Pathologie générales. Il n'est d'ailleurs pas une grande question de Biologie générale qui ne soit susceptible de recevoir de l'étude des Lichens quelque éclaircissement.

Nutrition et symbiose, reproduction et symbiose, rôle de la symbiose dans la production de types nouveaux d'organisation, dans la genèse d'espèces nouvelles, symbiose et évolution, symbiose et parasitisme, l'état de symbiose considéré comme limite des états pathologiques, voilà quelques titres des chapitres de Biologie générale auxquels une étude complète de la physiologie des Lichens apporterait d'importants documents.

Nous ne pouvions songer, débutants dans l'étude des Lichens, à donner une réponse à toutes les questions que pose la biologie de ces végétaux. Nous avons dû faire un choix et nous attacher à résoudre quelques-unes de celles dont la solution est plus pressante, plus aisée ou plus immédiate. Nous avons eu le regret de remettre à plus tard l'étude d'un certain nombre de questions auxquelles nous portons le plus vif intérêt, mais qui exigent une installation pour laquelle nous ne possédons pas les ressources nécessaires : la recherche des besoins alimentaires des Algues et des Champignons qui entrent dans la constitution des Lichens, des échanges nutritifs entre eux, la culture séparée des deux individus réunis dans le complexe lichénique, la synthèse expérimentale des Lichens après l'analyse, voilà autant de sujets dont nous espérons que l'étude n'est qu'ajournée.

Parmi les questions qui nous ont le plus spécialement occupés, deux ont particulièrement captivé notre attention. C'est, d'une part, l'étude de la reproduction chez les Champignons des Lichens, d'autre part, l'étude des réactions morphologiques qu'exercent l'une sur l'autre les deux individualités du complexe algo-fongique. La première se rattache au problème de la reproduction des Champignons en général ; la seconde nous paraît éclairer d'un jour particulier la nature de la symbiose lichénique.

L'étude de la reproduction des Lichens est d'une grande importance au point de vue de l'étude plus vaste de la reproduction sexuelle des Champignons supérieurs.

A la suite de Stahl et de la confirmation apportée à ses vues par les recherches cytologiques de Baur, on admet généralement que beaucoup de Lichens possèdent une sexualité

aux caractères suivants : des spermaties fécondent un ascogone par l'intermédiaire d'un trichogyne. Or, certains Champignons autonomes sont pourvus de spermaties ; les trichogynes y sont moins répandus ; on admet pour les Champignons à spermaties et à trichogynes une sexualité à la façon des Lichens, pour les autres une perte de la sexualité dont les Lichens eux-mêmes offrent quelques exemples. Or spermaties et trichogynes se retrouvent chez les Algues Floridées ; aussi la plupart des mycologues admettent-ils pour les Champignons supérieurs une origine aux dépens des Floridées, peut-être par l'intermédiaire des Lichens.

Un certain nombre de mycologues, non des moindres (Brefeld, de Bary, Dangeard), se sont opposés à ces conclusions. En particulier, Dangeard a soumis les Ascomycètes autonomes à des recherches cytologiques étendues qui l'ont conduit à admettre pour eux une sexualité toute différente et une tout autre origine. Les spermaties ne joueraient aucun rôle dans la fécondation, et les ascogones se laisseraient rattacher aux gamétanges des Champignons inférieurs.

On voit quelle est, dans l'état actuel de nos connaissances, la situation ambiguë des Lichens ; pourvus pour les uns d'une sexualité et d'une origine floridéennes, ils produisent des appareils ascosporés semblables à ceux auxquels d'autres reconnaissent chez les Ascomycètes autonomes des ressemblances morphologiques et des relations phylétiques avec les organes sexués des Champignons inférieurs. On sent ici toute l'importance d'une étude des Lichens au point de vue de leur reproduction. De grands problèmes sont en jeu : monophylétisme ou polyphylétisme des Champignons, nature des spermaties, sexualité des Champignons supérieurs ; des luttes fameuses dont on conservera le souvenir dans l'histoire de nos idées sur la reproduction, l'évolution de la sexualité, la phylogénie des Cryptogames, se sont livrées autour d'eux. Au seuil de ces études sur les Lichens, nous exprimons l'espoir qu'elles apporteront une solution durable à plusieurs des grandes questions qui se posent au sujet de la reproduction et de la phylogénie des Champignons.

Non moins importante au point de vue de la Biologie géné-

rale est l'étude des Lichens considérés comme l'un des cas les plus typiques d'union symbiotique. On entend souvent sous le nom de symbiose une association harmonieuse dont les deux contractants vivent dans une parfaite coopération, dans un continuel et bienfaisant échange de services mutuels. Est-ce cette union sereine, exempte de toute discorde, qui est réalisée chez les Lichens ou, comme dans le cas de symbiose entre les Orchidées et leurs Champignons endophytes dont N. Bernard nous a révélé les secrets, trouverons-nous, sous les apparences trompeuses d'une paisible association, les caractères d'une union troublée, tourmentée par d'incessants conflits ?

Nous attendons de l'étude des Lichens des renseignements nouveaux sur les questions que pose la symbiose en général, en particulier les rapports entre les associés (rapports morphologiques, échanges nutritifs, réactions morphogéniques, etc.), la façon dont ils s'établissent dans l'ontogenèse et dont ils se sont introduits autrefois dans la phylogenèse, les caractères spéciaux imposés à chacun des associés par la présence de l'autre, ceux acquis par eux du fait de la symbiose au cours de leur évolution, enfin une connaissance plus précise des conditions de la vie en commun, si importante pour l'étude du parasitisme et dans la lutte contre les maladies contagieuses.

Pour traiter avec toute l'ampleur désirable ces attrayants problèmes, aussi bien que pour acquérir des phénomènes reproducteurs des Champignons des Lichens une connaissance étendue, une étude d'ensemble serait nécessaire. Pareille étude, à moins d'être superficielle, absorbera de longues années. Aussi, nous bornons-nous, dans ce Mémoire, à l'étude des Lichens de la famille des Peltigéracées.

L'exposé de nos recherches comprendra trois parties : nous étudierons d'abord les Champignons qui entrent dans la constitution de ces Lichens, puis les Algues qui les accompagnent ; enfin nous consacrerons la troisième partie à l'étude du complexe algo-fongique qui résulte de leur association (1).

(1) Pour les personnes peu familiarisées avec la systématique des Lichens, et que passionnent cependant les questions de sexualité des Champignons et de symbiose, nous croyons devoir présenter d'une manière très succincte les organismes qui vont nous occuper.

Le thalle des Peltigéracées offre l'aspect d'une lame plus ou moins lobée,

TABLE DES MATIÈRES

CONTENUES DANS CE CAHIER

ACTUALITÉS BIOLOGIQUES

1331-16. — Corbeil. Imprimerie Crété.

90e ANNÉE. — Xe SÉRIE. T. I. Nos 2 à 6.

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

DIXIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE, LA CLASSIFICATION DES VÉGÉTAUX VIVANTS ET FOSSILES

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

M. J. COSTANTIN

TOME I. — Nos 2 à 6.

PARIS
MASSON ET Cie, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN (VIe)

1919

Ce fascicule a été publié en novembre 1919.

Conditions de la publication des Annales des sciences naturelles

---

BOTANIQUE

Publiée sous la direction de M. J. COSTANTIN.

L'abonnement est fait pour 2 volumes gr. in-8, chacun d'environ 400 pages, avec les planches et figures dans le texte correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent en plusieurs fascicules.

ZOOLOGIE

Publiée sous la direction de M. EDMOND PERRIER.

L'abonnement est fait pour 2 volumes gr. in-8, chacun d'environ 400 pages, avec les planches correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent en plusieurs fascicules.

Abonnement à chacune des parties, Zoologie ou Botanique :

40 *fr. pour 2 volumes à paraître de l'une ou de l'autre série.*

Prix des collections :

PREMIÈRE SÉRIE (Zoologie et Botanique réunies), 30 vol.		(*Rare.*)
DEUXIÈME SÉRIE (1834-1843).	Chaque partie, 20 vol.	400 fr.
TROISIÈME SÉRIE (1844-1853).	Zoologie seulement, 20 vol.	400 fr.
QUATRIÈME SÉRIE (1854-1863).	Zoologie seulement, 20 vol.	250 fr.
CINQUIÈME SÉRIE (1864-1873).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
SIXIÈME SÉRIE (1874 à 1885).	Chaque partie, 20 vol.	250 fr.
SEPTIÈME SÉRIE (1885 à 1894).	Chaque partie, 20 vol.	300 fr.
HUITIÈME SÉRIE (1895 à 1904).	Chaque partie, 20 vol.	300 fr.
NEUVIÈME SÉRIE (1905 à 1917).	Chaque partie, 20 vol.	300 fr.

Partie Botanique { Les années 1844, 1854 et 1863 sont épuisées. Chacune des années des 3e et 4e séries est vendue à 25 fr.

ANNALES DES SCIENCES GÉOLOGIQUES

Dirigées par MM. HÉBERT et A. MILNE-EDWARDS.

TOMES I à XXII (1879 à 1891). Chaque volume........... **15** fr.
22 volumes.................................. 330 fr.

Cette publication a été remplacée par les

ANNALES DE PALÉONTOLOGIE

Publiées sous la direction de M. M. BOULE.

Il nous est agréable, au début de cet exposé, d'exprimer à M. Dangeard notre reconnaissance pour avoir mis à notre disposition toutes les ressources de son laboratoire de la Faculté des Sciences de Paris. Nous remercions aussi M. le Dr Fernand Camus, qui a bien voulu nous diriger dans l'étude de la systématique des Lichens. Enfin nous devons ajouter

plus ou moins étendue (jusqu'à 10 centimètres de diamètre, et plus) fixée sur le sol par sa face inférieure ; sa couleur est verdâtre, brunâtre, cendrée. On trouve soit au milieu du thalle, soit à l'extrémité des lobes, des apothécies non saillantes et rappelant dans le dernier cas un ongle à l'extrémité d'un doigt ; ces apothécies ont essentiellement la structure des appareils ascosporés des Discomycètes.

Quant aux Algues symbiotes, elles se laissent rapporter soit à des Cyanophycées, soit à des Chlorophycées.

Le tableau suivant indique les caractères distinctifs les plus importants des genres et sous-genres des Peltigéracées.

	GENRES.	SOUS-GENRES.	
		Algues Cyanophycées.	Algues Chlorophycées.
Apothécies placées au milieu du thalle ...	*Solorina.*	*Solorinina.*	*Eusolorina* = *Solorina* sens. str.
Apothécies adnées à l'extrémité des lobes. Face supérieure.	*Peltigera.*	*Eupeltigera* = *Peltigera* sens. str.	*Peltidea.*
Apothécies adnées à l'extrémité des lobes. Face inférieure.	*Nephromium.*	*Eunephromium* = *Nephromium* sens. str.	*Nephroma.*

Nous indiquons ci-dessous la liste des espèces que nous avons étudiées, avec leurs localités d'origine.

Solorina saccata Ach. Forêt de Fontainebleau.
Peltigera canina Hoffm. Forêt de Fontainebleau.
— *rufescens* Hoffm. Forêt de Fontainebleau.
— *horizontalis* Hoffm. Forêt de Fontainebleau.
— *polydactyla* Hoffm. Forêt de Fontainebleau.
Peltidea aphthosa Hoffm. Châtelguyon, La Bourboule (Puy-de-Dôme).
— *venosa* Hoffm. Volvic, le Mont-Dore (Puy-de-Dôme).
Nephromium resupinatum Fr. le Mont-Dore (Puy-de-Dôme).
— *lævigatum* Nyl. le Mont-Dore (Puy-de-Dôme).
— *parile* Ach. le Mont-Dore, Châtelguyon et environs de Volvic (Puy-de-Dôme).
— *lusitanicum* Nyl. le Mont-Dore (Puy-de-Dôme).

qu'une subvention accordée à l'un de nous par l'Université de Paris sur les bourses fondées par un de ses généreux donateurs, M. Commercy, a puissamment contribué à faciliter nos recherches.

PREMIÈRE PARTIE

LE CHAMPIGNON

Nous étudierons, dans un premier chapitre, l'appareil végétatif des Champignons des Peltigéracées, puis, dans un second chapitre, leurs appareils reproducteurs.

CHAPITRE PREMIER

L'APPAREIL VÉGÉTATIF

Les Champignons qui prennent part à la formation d'une Peltigéracée comprennent une région aérienne et une partie souterraine. Celle-ci a la structure d'un mycélium ordinaire de Champignon autonome; la première a des caractères spéciaux : elle est formée d'un certain nombre de tissus parmi lesquels les anatomistes distinguent depuis longtemps une couche supérieure ou cortex, une couche inférieure ou médulle; enfin, entre les deux formations précédentes, une couche de filaments qui, concurremment avec les cellules de l'Algue, forment la couche gonidiale du Lichen.

Si ces différentes parties sont assez bien connues au point de vue histologique, elles le sont beaucoup moins au point de vue cytologique; nous n'avons à signaler dans ce domaine que des renseignements extrêmement succincts de Dangeard (1894) chez *Peltigera* et de Baur (1904) chez *Solorina saccata.*

On a l'habitude de décrire séparément les diverses parties que nous venons d'énumérer. On oppose aisément les unes

aux autres les différentes couches qui constituent le Lichen : le cortex, aux cellules serrées les unes contre les autres, apparaît bien différent des hyphes de petit calibre, entremêlés de cellules vertes, de la couche gonidiale et des hyphes de la médulle au diamètre plus grand, aux parois plus épaisses. (Pl. I, fig. 1). Cette stratification des éléments qui constituent le Lichen lui vaut une physionomie tout à fait spéciale qu'on ne retrouve ni chez les Champignons, ni chez les Algues, ni chez les Bryophytes. On comprend que cette méthode d'exposition, qui permet la description facile et claire des diverses parties du Lichen, et qui, applicable à un groupe étendu de Lichens, permet de les distinguer aisément des autres Cryptogames, ait été la méthode favorite des anciens lichénographes et, aujourd'hui, des pédagogues. Mais, si nous voulons donner des Lichens une description conforme aux idées modernes, selon lesquelles leurs parties dépourvues de chlorophylle constituent le thalle d'un Champignon, nous devons, au lieu d'opposer les unes aux autres leurs différentes couches, rechercher s'il n'y a pas entre elles quelque chose de commun, et s'il n'est pas possible de retrouver chez toutes un même élément fondamental, dont la présence atteste la nature fongique des éléments incolores des Lichens. Cet élément commun à toutes les parties du Lichen dépourvues de chlorophylle, que toutes présentent, avec des variations qui donnent à chacune ses caractères propres, c'est le mycélium. Ces variations portent sur le mode d'association des éléments, la forme des cellules, leur taille, la richesse de leur contenu, l'épaisseur de leurs membranes.

Nous nous proposons de suivre ces diverses variations chez les Peltigéracées, en commençant par les cas où la nature mycélienne est évidente pour terminer par ceux où elle est le moins aisément reconnaissable.

Nous décrirons successivement : le mycélium souterrain, les éléments mycéliens de la couche gonidiale, la médulle, les plectenchymes.

A. — Le mycélium souterrain.

La forme mycélienne des éléments des Peltigéracées se retrouve, avec des caractères qui sont exactement ceux qu'elle présente dans les filaments des Champignons, dans la partie souterraine de ces Lichens ; celle-ci est entièrement comparable aux hyphes que les Champignons autonomes envoient dans les milieux nutritifs.

Les éléments du mycélium souterrain se détachent des

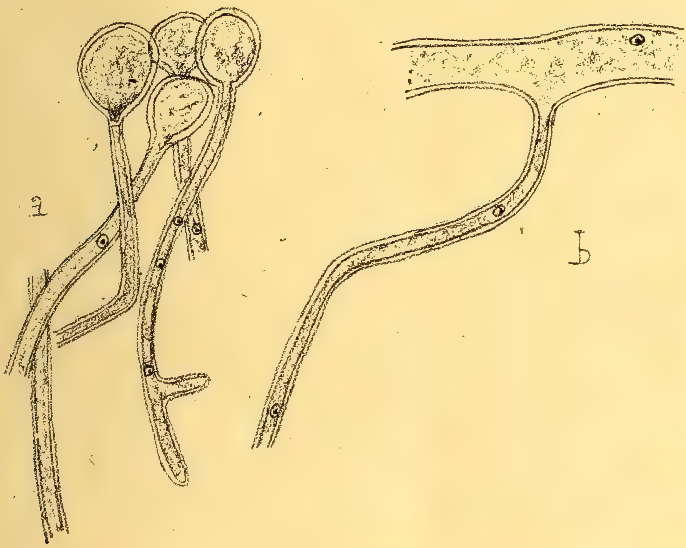


Fig. 1. — *Peltigera canina.* — Mycélium souterrain : *a*, filaments issus des hyphes parallèles d'une veine ; *b*, filament issu d'un hyphe banal de la médulle.

hyphes inférieurs de la médulle (fig. 1), sous la forme de filaments aux cellules allongées, aux parois minces, constituant des faisceaux d'hyphes lâchement serrés. Ils sont ramifiés, présentent entre eux des anastomoses (fig. 2) et sont interrompus par des cloisons pourvues de perforations. Celles-ci permettent au protoplasme une facile communication d'une cellule à l'autre et témoignent du mode de formation des cloisons : il ne se fait pas, en fin de division nucléaire, comme chez les végétaux supérieurs et comme chez certains Champignons, une plaque cellulaire sur l'emplacement de laquelle

se déposent les matériaux constituant la membrane ; celle-ci naît sous la forme d'un anneau qui se rétrécit comme un diaphragme-iris ; l'occlusion totale ne se produit que rarement.

Les cellules de ces hyphes renferment un protoplasme assez abondant et un, parfois plusieurs noyaux ; ceux-ci ont la structure des noyaux des Champignons autonomes : ils renferment sous une membrane nucléaire un nucléoplasme

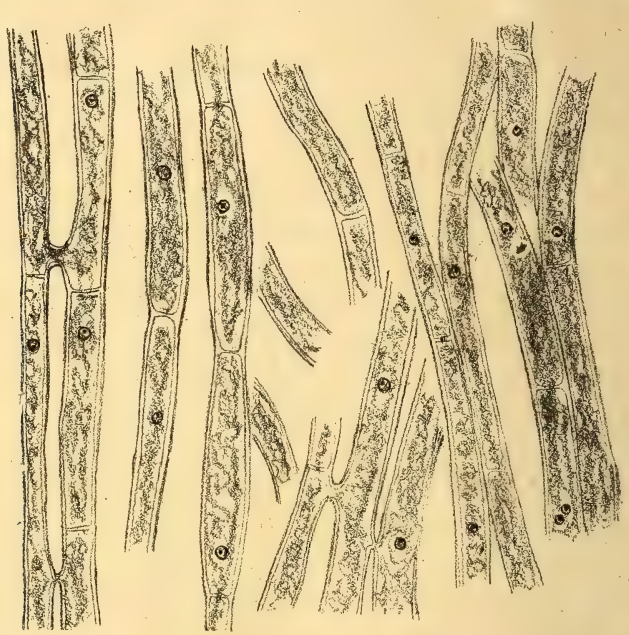


Fig. 2. — *Solorina saccata.* — Mycélium souterrain.

pourvu d'un nucléole, le plus souvent excentrique ou latéral, et de quelques granulations chromatiques.

Ces filaments circulent dans le sol et contribuent sans doute à la nutrition du Lichen.

On ne donne généralement pas à cette partie du Lichen toute l'importance qu'elle mérite. Méprisée par les collectionneurs qui l'abandonnent en séparant le Lichen du substratum, oubliée par les anatomistes pour lesquels elle disparaît devant la partie aérienne du Lichen, elle est généralement négligée des physiologistes, qui méconnaissent la part qu'elle prend dans l'alimentation du Lichen.

B. — Les éléments mycéliens de la couche gonidiale.

Il est une autre région de leur thalle dans laquelle les Peltigéracées présentent une forme de mycélium typique, c'est la couche gonidiale. Elle constitue, entre le cortex et la médulle, une formation d'épaisseur variable : 16 à 65 μ chez les divers *Peltigera*, 25 à 60 μ chez les *Peltidea*, 20 à 80 μ, avec une moyenne de 45 μ, chez le *Solorina saccata*, 30 à 80 μ chez les *Nephromium*. La taille des éléments qui la constituent varie également : dans une même couche gonidiale nous avons observé, en particulier chez le *Nephromium parile*, des hyphes étroits, serpentant parmi les gonidies, dont les cellules sont allongées dans les couches profondes, alors que dans les couches superficielles elles sont plus larges et plus courtes ; des hyphes de calibre plus grand réunissent directement le cortex à la médulle en passant entre les groupes de gonidies. Les dimensions des hyphes de la couche gonidiale et la longueur de leurs cellules diffèrent aussi d'une espèce à l'autre : ainsi chez le *Nephromium lusitanicum* leurs cellules sont allongées, étroites ; chez le *Nephromium resupinatum* elles sont plus courtes et plus larges (Pl. I, fig. 2).

Le protoplasme des hyphes de la couche gonidiale renferme un noyau unique par cellule et de nombreuses granulations qui se sont montrées métachromatiques dans les cas où nous avons cherché à les caractériser : nous en avons rencontré en particulier, de très petite taille et d'assez nombreuses, dans les hyphes intergonidiaux du *Nephromium resupinatum* et du *Peltigera rufescens*. Dans certains cas, la couche gonidiale a ses hyphes bourrés de granulations.

Les hyphes de la couche gonidiale représentent, avec ceux du mycélium souterrain, la forme typique primordiale, dont les autres éléments des Champignons des Peltigéracées ne sont que des modifications. Leurs cellules renferment, comme celles des précédents, un protoplasme qui peut être plus ou moins riche, des noyaux de la même structure que les précédents, plus ou moins nombreux, des granulations métachromatiques dont l'existence s'est montrée générale

dans tous les organes où nous avons cherché à les mettre en évidence par les réactifs convenables. Nous ne parlerons, dans nos descriptions ultérieures, de ces divers éléments que lorsqu'il sera nécessaire de le faire pour indiquer les particularités qu'ils présenteront ; par contre, nous aurons beaucoup plus à nous occuper des membranes des hyphes des Peltigéracées ; elles représentent, parmi leurs éléments morphologiques facilement accessibles, la partie variable suivant les régions du Lichen considérées ; elles varient dans leurs formes, dans leur épaisseur ; enfin, c'est par leur intermédiaire que les hyphes s'associent pour former des tissus massifs.

C. — La médulle.

C'est encore sous l'aspect mycélien que se présentent les éléments de l'importante formation qui constitue la médulle.

Elle est constituée, chez les Peltigéracées, par des filaments ramifiés lâchement entrelacés ; elle répond au type dit arachnoïde des lichénographes. Son épaisseur est très inégale : elle peut atteindre 220 μ ; dépassant quelquefois 100 μ chez les *Peltigera*, elle atteint 150 μ chez le *Peltidea venosa*, 60 à 130 μ chez les *Nephromium*.

Les hyphes qui la composent sont généralement d'un assez grand diamètre ; cependant leurs éléments sont plus petits chez le *Peltigera polydactyla* que chez les autres *Peltigera*, surtout *Peltigera canina* (Pl. I, fig. 5) et *Peltigera rufescens*, plus petits également chez le *Nephromium lusitanicum* que chez le *Nephromium resupinatum* ; leur calibre varie avec l'âge chez le *Peltidea aphthosa*, où le thalle âgé a des hyphes plus gros que le thalle jeune (fig. 3 et 4). Les parois des hyphes médullaires, au moins de la plupart d'entre eux, sont minces, mais plus épaisses cependant que celles des hyphes de la couche gonidiale. Ils cheminent, pour la plupart, parallèlement à la surface du thalle et lorsqu'il s'agit d'un lobe, parallèlement à sa direction générale. Ils sont interrompus par des cloisons souvent espacées ; celles-ci, ordinairement plus minces que les parois latérales, laissent voir en leur centre une perforation plus ou moins

large qui permet le passage du protoplasme d'une cellule à l'autre. Un grand nombre de perforations peuvent être observées sur ce matériel, l'un des plus favorables pour l'étude des communications protoplasmiques. On sait que de telles communications sont fréquentes chez les Champignons et qu'elles ont été décrites chez les Lichens, particulièrement chez les *Peltigera*, par Poirault (1894) et Kienitz-Gerloff (1902).

Des communications protoplasmiques d'une autre nature peuvent s'observer facilement sur le même matériel sous la forme d'anastomoses nombreuses que contractent les hyphes médullaires venus au contact (Pl. I, fig. 5).

Il est important de noter l'existence extrêmement fréquente de telles anastomoses dans des organes purement végétatifs ; les rencontrant plus tard dans des organes reproducteurs, nous serons avertis que leur présence n'est pas nécessairement liée à des phénomènes sexuels, comme on l'a cru bien des fois.

Le contenu des hyphes médullaires, jamais très dense, est formé d'un protoplasme renfermant un ou plusieurs noyaux : chez les *Peltigera*, on y trouve souvent trois, quatre, cinq, six noyaux par cellule (Pl. I, fig. 5) ; chez le *Peltidea venosa* (Pl. I, fig. 1) et le *Peltidea aphthosa* (fig. 3, 4), le nombre des noyaux est ordinairement réduit à deux ; il est réduit à un, rarement à deux, chez le *Peltigera polydactyla*, le *Solorina saccata*, le *Nephromium resupinatum*, le *Nephromium lusitanicum*, le *Nephromium parile*.

Dans sa partie inférieure, la médulle subit des modifications diverses.

La plus fréquente est la formation de veines. Alors que dans la plus grande partie de la médulle les hyphes sont lâchement entrelacés, il arrive qu'à la face inférieure, suivant des régions bien définies, les filaments se placent parallèlement les uns aux autres, courent ainsi sur de longues distances et constituent des veines. Les filaments parallèles que chaque veine présente au contact immédiat des hyphes arachnoïdes de la médulle sont de petit diamètre et à parois minces ; dans certains cas, ils sont accompagnés, sur les côtés de la

veine, par des hyphes diffus, rares, à parois peu épaisses, et, vers le bas, par des hyphes de plus grand calibre, à parois épaisses, qui cheminent parallèlement à la veine.

La présence ou l'absence de ces veines, leur forme, servent à caractériser les espèces. On sait que, très saillantes et étroites chez le *Peltigera canina*, larges chez le *Peltigera polydactyla*, elles forment un réseau chez le *Peltigera horizontalis* et le *Peltidea aphthosa*, alors qu'elles dessinent des



Fig. 3. — *Peltidea aphthosa* (thalle jeune).



Fig. 4. — *Peltidea aphthosa* (thalle âgé).

lignes rayonnantes sous le thalle du *Peltidea venosa*.

Les plus inférieurs des hyphes de la médulle accroissent fréquemment leur diamètre dans des proportions considérables, en même temps que leur paroi latérale s'épaissit beaucoup; mais leur structure générale reste la même que

dans les autres portions de la médulle. Il en est ainsi chez les *Peltigera, Peltidea* (Pl. I, fig. 1), et le *Solorina saccata.*

Située entre la couche gonidiale et les hyphes souterrains du Lichen, la médulle contracte des rapports avec l'une et l'autre de ces formations. On voit à sa partie supérieure les filaments intergonidiaux accroître leur diamètre, épaissir leur membrane et prendre les caractères du mycélium médullaire, de sorte que la continuité des hyphes et, grâce aux perforations des cloisons transversales, la continuité des protoplasmes sont assurées de la couche gonidiale aux hyphes de la médulle et, par leur intermédiaire, aux hyphes de la partie souterraine.

Ceux-ci se détachent de la médulle soit à l'endroit des veines, soit en leur absence au niveau d'un hyphe inférieur de la médulle (fig. 1).

La médulle envoie encore dans le sol des organes de fixation, des crampons ; elle subit aussi chez les *Nephromium* des modifications dans ses hyphes de la face inférieure, qui conduisent à la production d'un tissu de cellules pressées les unes contre les autres. Ces productions, si elles se rattachent à la médulle dans une étude topographique générale des éléments des Peltigéracées, doivent, en suivant l'ordre que nous nous sommes imposé, être étudiées avec les formations qui vont maintenant nous occuper, les plectenchymes.

D. — Les plectenchymes.

On trouve chez les Peltigéracées, soit à la face inférieure du thalle, comme nous venons de l'indiquer, soit plus souvent à la face supérieure, des tissus formés par l'association de cellules polyédriques contiguës, ne laissant entre elles aucun méat, et qui rappellent les parenchymes des plantes supérieures. Une grande différence cependant réside dans leur mode de formation. Les parenchymes des végétaux supérieurs proviennent d'un cloisonnement de cellules dans plusieurs directions ; les tissus massifs des Peltigéracées proviennent de l'association d'hyphes cloisonnant leurs cellules perpendiculairement à leur direction. Il est souvent possible d'obser-

ver l'alignement des hyphes dont l'association constitue ces tissus. Parfois, grâce à l'épaississement irrégulier des parois des cellules, leur disposition primitive a disparu. De semblables tissus existent chez d'autres Champignons, particulièrement dans les organes massifs des appareils de fructification et dans les sclérotes des Champignons supérieurs ; on les désigne souvent sous le nom de pseudo-parenchymes ; Lindau (1899) a créé pour eux le nom de plectenchyme. On distingue des plectenchymes à parois minces, ou plectenchymes parenchymateux, ou paraplectenchymes, et des plectenchymes à parois épaisses, ou plectenchymes prosenchymateux, ou prosoplectenchymes. Les deux types existent chez les Peltigéracées.

Ainsi la médulle et souvent les veines portent des appendices qui s'enfoncent dans le sol. Chez les *Peltigera* nous les avons vus constitués par des hyphes soudés les uns aux autres, formés de cellules allongées dont les cloisons transversales sont fortement obliques sur l'axe de la cellule. Ces cellules sont vides. Il s'agit là de faisceaux d'hyphes morts, qui jouent le rôle de crampons ; ils fixent le thalle aérien au substratum (fig. 5).

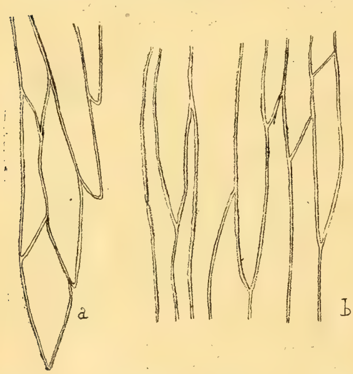


Fig. 5. — *Peltigera canina*. — Crampons : *a*, extrémité ; *b*, région moyenne.

Ces formations réalisent un exemple de plectenchyme aux parois minces, de paraplectenchyme.

Un autre exemple de paraplectenchyme nous est offert par la face inférieure de la médulle des *Nephromium*. Elle est occupée par quelques couches de cellules polyédriques, que des termes de passage relient parfois aux hyphes médullaires non plectenchymateux, attestant l'origine filamenteuse des cellules actuellement associées en un plectenchyme (Pl. I, fig. 4, à droite). Celui-ci constitue le tissu décrit sous le nom de cortex inférieur ; c'est, topographiquement, une dépendance de la médulle, homologue des hyphes de grand calibre

et à paroi épaisse de la face inférieure de la médulle des autres Peltigéracées. Nous verrons d'ailleurs, en étudiant les annexes des apothécies de ces dernières, que les hyphes inférieurs de la médulle sous-apothéciale sont également capables d'épaissir considérablement leur paroi ou de s'associer en un plectenchyme.

Le plectenchyme inframédullaire des *Nephromium* peut porter des appendices sous la forme de poils, dont la présence ou l'absence constitue un caractère d'ordre spécifique. Chez le *Nephromium resupinatum*, pourvu à sa face inférieure d'un tomentum, les poils sont formés de files de trois à cinq cellules uninucléées, dont les parois mitoyennes offrent des perforations permettant les communications protoplasmiques (Pl. I, fig. 3). Ces poils peuvent s'associer en véritables pinceaux de filaments ramifiés et anastomosés. Ils font défaut chez le *Nephromium lusitanicum* (Pl. I, fig. 4). Chez le *Nephromium parile* existent également des poils formés de plusieurs cellules en files, uninucléées, et parfois assez pressés les uns contre les autres pour paraître coalescents et donner l'impression d'un plectenchyme (fig. 6).



Fig. 6. — *Nephromium parile.* — Plectenchyme inframédullaire pourvu de poils.

Mais nous n'avons vu jusqu'ici que des paraplectenchymes. Pour voir réalisées les deux formes extrêmes des tissus plectenchymateux nous nous adresserons aux cortex de la face supérieure des diverses Peltigéracées ; ils vont nous offrir, en outre, toute la gamme des intermédiaires entre les plectenchymes à parois restées minces, et dont les cellules ont conservé l'alignement primitif des hyphes dont ils dérivent, et

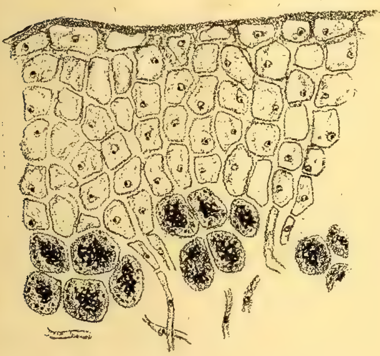
les plectenchymes aux parois épaisses dans lesquels toute disposition en files des cellules a disparu.

Chez un *Peltigera* (Pl. I, fig. 6), le plectenchyme cortical est formé de cellules aux parois minces, alignées perpendiculairement à la surface du Lichen. Son épaisseur est variable (30 à 60 μ et davantage), comme le nombre des couches qui le constituent ; celui-ci, généralement de 3 ou 4, peut varier de 2 à 6 et plus. Ces cellules, souvent plus petites dans les couches profondes que près de la surface, sont quelquefois isodiamétriques, mais souvent allongées perpendiculairement à la surface du thalle. Parfois les parois des cellules superficielles sont brunes et plus épaisses que les parois des cellules profondes ; la paroi externe des cellules les plus superficielles est épaissie en une couche membraneuse de quelques μ (jusqu'à 5 μ) d'épaisseur, qui constitue l'épithalle de Nylander (1858-1860). Cependant l'épaississement des parois cellulaires n'est jamais très considérable ; aussi on reconnaît aisément l'alignement primitif des hyphes, et le plectenchyme cortical des *Peltigera* appartient au type des paraplectenchymes.

A ce même type se rattachent les cortex de plusieurs Peltigéracées avec de légères variations relatives à la taille des cellules, à leur forme plus ou moins anguleuse ou plus ou moins arrondie ou ovoïde, à leur disposition en files parallèles plus ou moins bien conservées. C'est ainsi que, chez le *Nephromium resupinatum* (Pl. I, fig. 2), le cortex est formé de plusieurs couches de cellules arrondies, d'assez grande taille, différant des cellules polyédriques, petites, du *Nephromium lusitanicum* (fig. 7). Le cortex du *Nephromium parile*, plus mince que celui des précédents, compte parfois deux épaisseurs de cellules seulement (fig. 8). Chez le *Solorina saccata* (Pl. I, fig. 7), le cortex est formé de plusieurs épaisseurs de cellules arrondies ou ovoïdes ; cette forme résulte d'un épaississement des parois, et celui-ci est souvent plus important pour les cellules superficielles que pour les cellules profondes ; l'épaississement est assez marqué pour que l'alignement des cellules perpendiculairement à la surface ne soit pas toujours manifeste. Aussi le cas offert par le *Solorina saccata* est-il un terme de passage vers le type prosoplectenchymateux représenté

chez les *Peltidea*, particulièrement le *Peltidea venosa*.

Le cortex du *Peltidea venosa* est formé de cellules le plus souvent d'assez grande taille, disposées sans grande régularité (Pl. I, fig. 1). Leur membrane est d'épaisseur différente selon qu'il s'agit de cellules profondes ou de cellules superficielles. Les premières ont une paroi mince et forment un



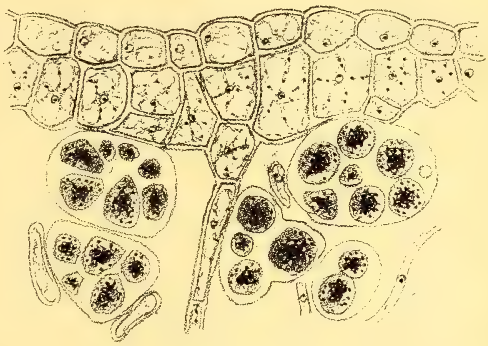


Fig. 7. — *Nephromium lusitanicum*. Fig. 8. — *Nephromium parile*.
Cortex et partie supérieure de la couche gonidiale.

paraplectenchyme semblable à celui que nous venons d'étudier. Dans les couches sus-jacentes, il fait progressivement place à un plectenchyme aux parois très épaisses, d'autant plus épaisses qu'on approche plus de la surface. Celle-ci est occupée par une couche amorphe où sont noyées les cavités plus ou moins oblitérées de cellules aplaties parallèlement à la surface.

Cette disposition du cortex se retrouve, avec un prosoplectenchyme ordinairement moins développé, chez le *Peltidea aphthosa* (fig. 3, 4) et parfois, très atténuée, chez le *Solorina saccata*.

Des communications protoplasmiques existent souvent entre les cellules du cortex des Peltigéracées, soit entre cellules appartenant primitivement à la même file, soit entre cellules contiguës de files différentes. Les deux types de cortex para- et proso-plectenchymateux offrent à ce point de vue quelque différence. Moins visibles quand le cortex est formé d'un plectenchyme à parois minces, les communications protoplasmiques deviennent plus nettes quand la membrane

s'épaissit, l'épaississement respectant la perforation de la membrane ; lorsqu'il devient considérable, la cellule prend la forme d'une étoile dont les bras sont occupés par les trabécules protoplasmiques qui passent d'une cellule aux voisines.

Les cellules superficielles des plectenchymes corticaux sont souvent prolongées par des sortes de poils ramifiés (fig. 9 et 10), cloisonnés, à cellules en files, le plus souvent uninucléées, parfois binucléées, fort rarement pourvues de trois noyaux ;

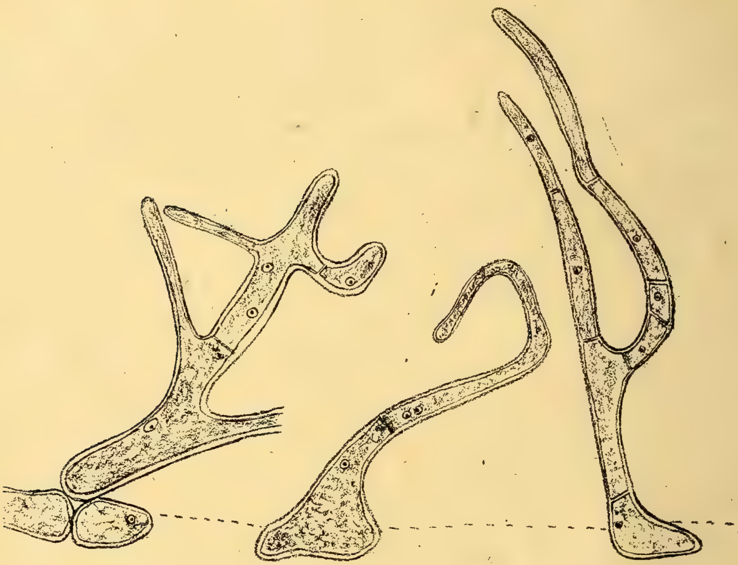


Fig. 9. — *Peltigera canina*. — Poils du cortex.

leurs parois latérales, d'abord minces, s'épaississent dans la suite, en commençant par la base, pendant que les cloisons transversales conservent leur faible épaisseur ; une perforation, que traverse un trabécule protoplasmique réunissant les protoplasmes de deux cellules voisines, est souvent visible au centre de ces cloisons transversales.

Le nombre, la taille et la forme de ces poils interviennent pour donner à la surface un aspect brillant, mat, pruineux, velouté ou tomenteux, sur lequel on fonde la distinction des espèces et des variétés. C'est ainsi que, chez le *Peltigera polydactyla*, dont la surface est luisante, les poils sont rares

et de petite taille ; chez le *Peltigera canina*, à surface mate, on en trouve de diversement ramifiés (fig. 9); chez le *Peltigera rufescens*, les poils sont particulièrement abondants, à parois épaisses, serrés les uns contre les autres, couvrant la surface du thalle d'une pruine blanche, d'un revêtement subtomenteux. La surface lisse du *Solorina saccata*, au moins des exemplaires que nous avons étudiés, en est pratiquement dépourvue. Nous les avons trouvés assez peu nombreux à la surface du thalle du *Peltidea aphthosa*. Cependant la surface du thalle

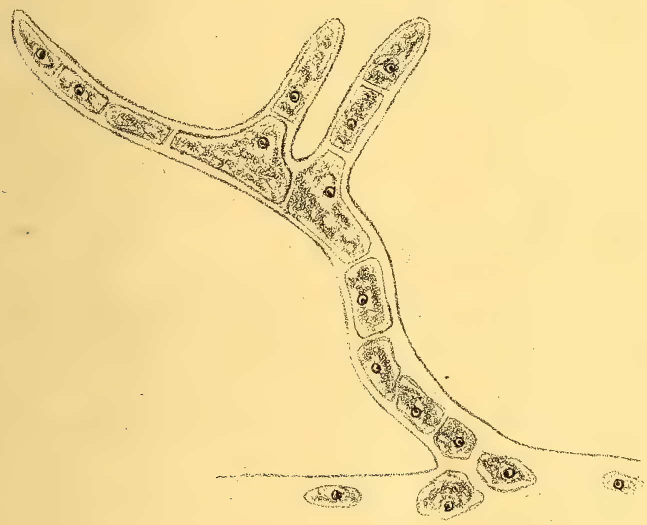


Fig. 10. — *Peltidea aphthosa*. — Poils du cortex.

jeune en présente qui disparaissent par la vieillesse (fig. 3 et 4).

Il nous reste à voir quels rapports contracte le plectenchyme cortical avec les hyphes sous-jacents de la couche gonidiale. A la face inférieure du cortex, les cellules intergonidiales se raccourcissent, augmentent leur diamètre et passent graduellement à la forme sensiblement isodiamétrique des cellules du cortex dont les files cellulaires, visibles au moins dans la région profonde, sont la continuation des hyphes de la couche gonidiale. Ces rapports de continuité entre les hyphes intergonidiaux et les cellules du plectenchyme cortical attestent encore que la forme primordiale des cellules de ce dernier est la forme mycélienne.

C'est elle dont nous avons suivi les diverses transformations dans les différentes régions des Peltigéracées, depuis les organes où elle se présente sous les mêmes traits que chez les Champignons autonomes jusque dans les tissus massifs, où elle est masquée par les caractères acquis par les cellules, particulièrement leur association en tissus serrés et l'épaississement de leurs parois. Malgré ces transformations, il nous a été possible de reconnaître dans toutes les régions du Lichen la nature fongique des éléments incolores. Nous retrouverons cette même identité des éléments dépourvus de chlorophylle des Peltigéracées et des Champignons autonomes dans l'étude des appareils reproducteurs de ces Lichens.

CHAPITRE II

LES APPAREILS REPRODUCTEURS

Deux sortes de cellules reproductrices sont mises en liberté par les Champignons des Peltigéràcées ; les unes, les spermaties, naissent dans des conceptacles connus sous le nom de spermogonies ; les autres, les ascospores, sont formées dans des asques portés par un appareil ascosporé ou apothécie.

A. — SPERMOGONIES

Beaucoup d'Ascomycètes donnent naissance à des éléments unicellulaires de petite taille, connus sous le nom de spermaties, et formés en grand nombre dans des conceptacles sphériques ou ovoïdes désignés sous le nom de spermogonies. Ces dernières renferment des filaments dont les cellules portent latéralement des stérigmates à l'extrémité desquels se forment les spermaties.

Spermaties et spermogonies se rencontrent chez les Lichens, en particulier chez les Peltigéracées.

La valeur de ces organes est pour les mycologues un objet

de discorde : les uns voient dans les spermaties des gamètes mâles, les autres des spores asexuelles.

Les recherches qui ont été faites sur les spermaties des Lichens sont plutôt favorables à la première opinion. Seul Moeller (1887, 1888) aurait obtenu leur germination. Les tentatives de Cornu (1876), qui furent fructueuses en ce qui concerne les spermaties des Ascomycètes autonomes, sont restées vaines pour ce qui est des Lichens. Par contre, on a décrit à plusieurs reprises l'union de spermaties et d'organes femelles chez différents Lichens. Aussi la croyance en la nature sporaire des spermaties des Lichens est-elle à peu près unanimement rejetée par les auteurs qui ont étudié la cytologie et le développement de ces végétaux.

Dès notre premier contact avec les organes reproducteurs des Lichens, nous nous heurtons donc à la difficile question de la nature des spermaties : sont-elles des spores ou des gamètes? Limitant nos investigations aux seules Peltigéracées, nous aurons à nous demander quel rôle elles jouent dans le développement de leurs apothécies.

Leur existence dans les Lichens de cette famille est inconstante : elles ne sont pas représentées dans toutes les Peltigéracées ou, au moins, elles paraissent ne se former que rarement dans certaines d'entre elles. Pour notre part, nous ne les avons rencontrées ni chez les *Peltigera*, ni chez les *Peltidea*, ni chez les *Solorina*, mais chez les seuls *Nephromium*.

Elles sont placées dans la médulle non loin des bords du thalle (Pl. XIII, fig. 4). Les premiers débuts de la formation d'une spermogonie ont été suivis par nous chez le *Nephromium resupinatum* : il se fait dans la médulle, au voisinage du bord, un peloton d'hyphes aux caractères spéciaux (Pl. VIII, fig. 27); leur diamètre est beaucoup plus grand que celui des hyphes médullaires voisins; leurs cellules sont plus courtes, sensiblement isodiamétriques. Mais c'est surtout par leur contenu que ces cellules diffèrent de celles des hyphes ordinaires : elles renferment un protoplasme très dense, pourvu au centre de la cellule d'un noyau relativement gros possédant un gros nucléole. Au cours du développement de la spermogonie, ce peloton s'allonge, multiplie ses cellules, se ramifie, finalement

donne naissance à un massif formé, à la périphérie, de cellules isodiamétriques serrées et, au centre, de files de cellules également isodiamétriques. Les premières forment à la spermogonie une enveloppe dont les parois pourront ultérieurement s'épaissir légèrement ; les hyphes du centre constituent la partie fertile de la spermogonie. Chacune de leurs cellules présente sur le côté, inséré près de l'extrémité distale, un stérigmate assez long, qui porte une spermatie (Pl. VIII, fig. 28). Celle-ci est une cellule de petite taille, rectiligne, étroite, de 2μ,5 à 3 μ de longueur, un peu renflée à chaque bout, renfermant un petit noyau en son milieu. Les spermaties quittent bientôt les stérigmates et gisent dans la cavité de la spermogonie. Celle-ci s'ouvre non loin du bord, à la face inférieure du thalle, et les spermaties sont répandues au dehors. Il est vraisemblable, étant donné leur nombre considérable, qu'une même cellule peut, par l'intermédiaire du même stérigmate, donner naissance à plusieurs spermaties successives.

Quant à l'histoire de ces spermaties, à partir du moment où elles sont répandues dans le milieu extérieur, elle nous est totalement inconnue. Nous pouvons dire cependant que le développement de l'apothécie, dans les cas où nous avons pu l'étudier complètement, se fait en leur absence et, par suite, nous leur refusons, dans la limite de nos observations, toute part dans la reproduction sexuelle des Peltigéracées. C'est ce qui sera établi dans les pages suivantes.

B. — LES APPAREILS ASCOSPORÉS

On sait que les appareils ascosporés des Peltigéracées sont constitués d'une manière générale comme les apothécies des Discomycètes ; les asques y sont réunis en un hyménium, ou thécium, qui comprend en outre des filaments stériles ou paraphyses ; on sait que, chez les Discomycètes où le développement de ces appareils a été suivi, les asques naissent sur des hyphes particuliers, dits hyphes ascogènes, nés eux-mêmes du développement d'organes spéciaux qui ont reçu le nom d'ascogones. Il en est de même chez les Peltigéracées,

si on en croit les indications de Fünfstück (1884), à qui nous sommes redevables de très soigneuses observations sur le développement des apothécies de ces Lichens. La technique et les moyens d'observation étaient trop imparfaits pour que les descriptions du développement des apothécies des Peltigéracées qui ont précédé la sienne (Speerschneider, 1857) présentent quelque exactitude.

D'après Fünfstück (1884), l'ascogone, dépourvu de trichogyne, est formé de plusieurs grandes cellules à parois minces provenant de la transformation des hyphes végétatifs. Elles naissent tout au bord du thalle chez les *Peltigera* et les *Nephromium*, un peu en deçà, au-dessous de la couche gonidiale, chez les *Peltidea* ; les paraphyses ont une origine différente des hyphes ascogènes ; paraphyses et asques se dressent vers la face supérieure du thalle chez les *Peltigera* et les *Peltidea*, se dirigent vers la face inférieure chez les *Nephromium*. Les spermaties, quand elles existent, n'opèrent chez les Peltigéracées aucune fécondation. Aussi Fünfstück considère le développement de l'apothécie de ces Lichens comme un processus purement végétatif.

Sturgis (1890) est arrivé à la même conclusion dans l'étude du développement de l'apothécie du *Peltigera polydactyla*. Wainio (1890) a bien décrit sous le nom de trichogynes chez le *Peltigera* des prolongements d'ascogones qui restent toujours inclus dans le thalle, ne faisant jamais saillie à l'extérieur, mais Baur (1904) n'a pas retrouvé ces trichogynes et, confirmant chez le *Peltigera* les résultats de Fünfstück, il les étend au *Solorina saccata*. Quant aux recherches de Metzger (1903), relatives à plusieurs Lichens parmi lesquels le *Solorina saccata*, elles sont d'accord avec les résultats obtenus par Fünfstück chez les *Peltigera* et ceux de Baur chez le *Solorina saccata*.

L'étude cytologique des appareils ascosporés des Peltigéracées n'a guère été suivie. Les travaux de Fünfstück sont contemporains des toutes premières recherches sur la cytologie des Champignons, et il ne pouvait guère être question, à cette époque, d'appliquer les méthodes dont les mycologues n'étaient pas encore maîtres à l'étude de cas aussi difficiles

que celui des Lichens. Plus tard, Baur attribua aux cellules qu'il décrivit comme les cellules ascogoniales du *Solorina saccata* un ou deux noyaux, mais ne fit pas l'étude cytologique des stades âgés du développement de l'apothécie. Ceux-ci furent étudiés par Maire (1905) chez le *Peltigera canina* : il décrivit la naissance des asques selon le mode en crochet, observa la présence à proximité du gros noyau de l'asque de deux corps chromatiques anguleux, vacuolaires et quelques figures de mitose dans l'asque, enfin nota la structure uninucléée des paraphyses.

Là se bornent nos connaissances sur la cytologie des appareils ascosporés des Peltigéracées. C'est peu si on considère l'intérêt qu'ils présentent en raison des caractères spéciaux que la simple étude histologique a conduit à leur attribuer.

Nous venons de voir, en effet, que les auteurs qui ont étudié le développement de l'apothécie des Peltigéracées sont tous parvenus à cette conclusion qu'il constitue un phénomène entièrement végétatif. Il paraît impossible d'y trouver une sexualité suivant le mode de Stahl avec copulation de spermaties et de trichogynes : les spermaties y sont rares et paraissent sans fonction; il est, d'autre part, permis de douter de la présence de trichogynes observés par un auteur unique, qui, d'ailleurs, ne les a jamais vus faire saillie à la surface.

On peut croire que de tels Lichens sont impropres à la recherche et à l'étude de phénomènes sexuels, qu'ils ne sauraient, en particulier, nous fournir aucun argument en faveur ou au préjudice de la théorie de Stahl contre laquelle nous aurons beau jeu en invoquant la structure de Lichens pour lesquels elle n'a pas été faite.

Telle n'est pas cependant l'opinion de Miss Bachmann (1912, 1913), un des auteurs qui ont le mieux défendu la théorie de Stahl dans ces dernières années. Dans un travail récent, Miss Bachmann étudie le développement de l'archicarpe du *Collema pulposum* ; elle y décrit un ascogone enroulé que prolonge un trichogyne ; celui-ci ne se dirige pas vers la surface, il chemine dans la gelée générale du Lichen à la recherche de cellules mâles qui y naissent et y séjournent

sans être jamais répandues au dehors. La rencontre du trichogyne et d'une spermatie incluse dans la gelée du thalle assure la fécondation. Le *Collema pulposum* est donc, d'après les recherches de Miss Bachmann, un Lichen sans trichogynes et cellules mâles visibles extérieurement, mais où, cependant, une fécondation conforme à la théorie de Stahl prélude au développement du périthèce. Miss Bachmann suggère qu'il pourrait bien en être de même chez les Peltigéracées ; des trichogynes ne sortant pas à la surface du thalle peuvent exister sans avoir été vus dans le lacis inextricable des hyphes ; des spermaties internes peuvent se rencontrer au voisinage sans avoir été distinguées des cellules végétatives par des observateurs non avertis. La rareté des spermaties superficielles peut trouver une compensation dans la production de spermaties incluses. « At least, conclut Miss Bachmann, it would seem well worth while to make further investigation of these lichens which seldom produce spermogonia, or in which spermogonia are rudimentary or lacking, since there is a possibility that the spermatia are produced elsewhere than in such superficial organs. Fünfstück's paper was published in 1884. Modern technique with serial sections and much patient, persistant study might remove some of these lichens which he studied from the list of apogamous Ascomycetes. »

Deux opinions sont donc en présence relativement à la reproduction des Peltigéracées. Avec Fünfstück, la plupart des auteurs en font des Lichens dépourvus de sexualité ; leur opinion se fonde sur des observations négatives, mais précises néanmoins. Une autre théorie, celle de miss Bachmann, est inspirée par le désir de retrouver chez les Peltigéracées les phénomènes observés chez les *Collema* ; elle nous invite à rechercher chez les Peltigéracées une fécondation au moyen de trichogynes et de spermaties inclus dans le thalle. C'est la théorie de Stahl rajeunie et appropriée à des cas qui paraissaient devoir lui échapper sous sa forme ancienne. Le problème de la sexualité des Peltigéracées se pose donc en ces termes : les Peltigéracées sont-elles dépourvues de sexualité (théorie de Fünfstück)? les Peltigéracées présentent-elles une fécondation au moyen de spermaties et de trichogynes

(théorie de Stahl-Bachmann)? les Peltigéracées présentent-elles, au contraire, un autre mode de sexualité?

Nous faciliterons notre exposé en indiquant d'abord les faits indépendamment des théories, puis en examinant les théories à la lumière des faits.

§ 1. — Les faits.

Il est souvent très difficile de rencontrer les tout premiers débuts du développement de l'appareil ascosporé des Peltigéracées. C'est par un bourrelet peu épais, présenté par le thalle à l'extrémité d'un lobe, que débute l'apothécie d'un *Peltigera* ou d'un *Peltidea*; chez le *Solorina saccata*, c'est par une irrégularité à peine sensible en un point de la surface éloigné du bord du thalle que se manifeste la première apparition de l'apothécie : l'étude des jeunes stades en est rendue plus difficile ; aussi ces jeunes états nous avaient-ils échappé tout d'abord (F. Moreau et Mme F. Moreau, 1916). C'est sur des thalles jeunes que doit être faite la recherche des jeunes apothécies ; le choix de thalles extrêmement jeunes, de quelques millimètres seulement, est nécessaire chez le *Solorina saccata* et le *Peltidea venosa*.

Chez les *Peltigera*, dont les apothécies sont marginales, un épaississement du thalle se produit sur le bord ; il est dû à l'activité des hyphes de la médulle, qui deviennent plus nombreux. Les cellules de quelques-uns d'entre eux acquièrent des caractères particuliers ; elles se distinguent de leurs voisines par un diamètre plus grand, une forme plus arrondie ou au moins sensiblement isodiamétrique (Pl. II, fig. 1). En outre, leur protoplasme est un peu plus dense que celui des cellules ayant conservé leurs caractères primitifs. Des formes de passage relient d'ailleurs les cellules ordinaires aux cellules modifiées. Celles-ci constituent l'ascogone. L'ascogone est donc formé chez les *Peltigera* par des cellules en files appartenant à des hyphes ramifiés. Toutes ces cellules, contribuant également à la production ultérieure des asques, pourraient être considérées chacune comme un ascogone ; pour éviter toute ambiguïté dans l'emploi de ce terme, nous

désignerons chacune d'elles sous le nom de cellule ascogoniale.

Les cellules ascogoniales des *Peltigera* nées aux dépens de cellules végétatives disposées en files conservent quelque temps cette disposition. Les perforations que présentaient les cloisons des hyphes végétatifs persistent et permettent la communication entre les cellules ascogoniales, tout comme entre les cellules végétatives dont elles sont issues. On peut trouver dans une même file des cellules ascogoniales et des cellules indifférenciées (Pl. II, fig. 2). Chaque cellule ascogoniale renferme à ce stade un ou deux noyaux.

Plus tard, les cellules ascogoniales se multiplient ; leur ensemble forme alors un peloton aux cordons très entremêlés, de sorte qu'en coupe on reconnaît moins aisément la disposition de ses éléments en files. En même temps, le nombre des noyaux augmente et le protoplasme s'enrichit (Pl. II, fig. 2) ; par suite, à un stade ultérieur, les cellules ascogoniales renferment un protoplasme dense et un assez grand nombre de noyaux, une dizaine et davantage. Ceux-ci se multiplient par mitoses simultanées (Pl. II, fig. 5). En même temps que leur nombre augmente, il n'est pas rare que leur taille diminue (Pl. II, fig. 4) ; souvent ils se réunissent en un tas au centre de la cellule.

Toutes les transformations que nous venons de décrire ne s'accomplissant pas à la fois, on peut trouver réunis dans une même coupe, les divers stades que nous venons de parcourir : des cellules végétatives non modifiées, des cellules végétatives en voie de devenir des cellules ascogoniales, des cellules ascogoniales nouvellement formées pourvues d'un ou de deux noyaux, des cellules ascogoniales au protopla me plus riche que celui des précédentes, avec un plus grand nombre de noyaux, enfin des cellules ascogoniales âgées, pourvues d'un protoplasme dense et de nombreux noyaux souvent de taille plus petite que ceux du début.

Chez les *Peltidea*, c'est encore d'hyphes de la médulle que dérivent les cellules ascogoniales ; mais celles-ci, au lieu de se former tout à fait près du bord, dans la région dépourvue de gonidies, se font à une petite distance de ce dernier et sont

recouvertes par la couche gonidiale. Cette disposition, exceptionnelle chez les *Peltigera*, est la règle chez les *Peltidea* (Pl. IV, fig. 1, 2).

L'évolution des cellules ascogoniales est la même que chez les *Peltigera* : les figures 1, 2 de la planche IV, la figure 1 de la planche V montrent, respectivement chez le *Peltidea aphthosa* et le *Peltidea venosa*, les divers stades que nous venons de décrire. On notera le petit nombre de cellules ascogoniales uninucléées ; chez les *Peltidea*, les cellules médullaires renfermant le plus souvent deux noyaux, les toutes jeunes cellules ascogoniales sont généralement des cellules binucléées (Pl. IV, fig. 1 ; Pl. V, fig. 1). Conservant entre elles les communications protoplasmiques primitives, elles augmentent en même temps la densité de leur protoplasme et le nombre de leurs noyaux.

Chez le *Solorina saccata*, dont les apothécies se font au milieu du thalle, les cellules ascogoniales apparaissent loin des bords ; aussi leur recherche est-elle plus difficile que dans les genres précédents. De plus, elles ne proviennent pas, comme chez les *Peltigera* et les *Peltidea*, des hyphes médullaires; elles naissent de la transformation d'hyphes de la couche gonidiale ; par suite, on les trouve accompagnées par des gonidies (Pl. VI, fig. 1). Les hyphes qui leur donnent naissance accroissent beaucoup la taille de leurs cellules ; celles-ci, d'abord uninucléées, deviennent plurinucléées comme dans les genres précédents ; cependant le nombre de leurs noyaux n'est généralement pas aussi considérable que chez ces derniers (Pl. VI, fig. 2 et 3). Le protoplasme devient plus chromatique au fur et à mesure que la cellule vieillit et que le nombre de ses noyaux augmente.

Pendant que, dans ces divers genres, se développent les cellules ascogoniales, des modifications se produisent dans les hyphes environnants.

Les cellules de ces hyphes qui sont contiguës au cortex s'allongent et se dressent vers ce dernier, formant des paraphyses (Pl. VI, fig. 2).

Celles-ci sont des filaments de faible diamètre, de grande

longueur (parfois 250 μ), cloisonnés, aux cellules allongées, uninucléées, à protoplasme parfois bourré de corpuscules métachromatiques, et qui se dirigent vers le cortex en rangées parallèles et serrées (Pl. II, fig. 6 ; Pl. V, fig. 2, 3, 4 ; Pl. VI, fig. 2, 3, 4, 5). Souvent ramifiées à diverses hauteurs, elles se terminent parfois par une cellule courte et un peu renflée. Elles gélifient leurs parois de bonne heure, de telle sorte que leurs limites deviennent rapidement difficiles à distinguer ; on ne reconnaît bientôt plus que les contenus protoplasmiques des cellules, noyés dans une masse gélatineuse.

Le thalamium (Pl. XIII, fig. 1, 2), tel est le nom que donnent les lichénographes à l'ensemble des paraphyses, s'accroît à partir du centre de l'apothécie vers les bords. Au centre, on trouve des paraphyses ayant déjà atteint leur complet développement, alors que loin d'elles le thalamium s'accroît par la formation de jeunes paraphyses dont les plus marginales, dans une apothécie encore jeune, sont de petite taille, parfois encore unicellulaires.

Les tissus qui fournissent le thalamium varient avec les genres. Chez les *Peltigera*, où les cellules ascogoniales sont situées tout près du bord du thalle, au sein d'un massif de cellules médullaires, les paraphyses tirent leur origine des plus superficiels des hyphes médullaires. Chez les *Peltidea*, où les cellules ascogoniales se font sous la couche gonidiale, c'est des hyphes de cette dernière voisins du cortex que naissent les paraphyses ; celles-ci se trouvent donc séparées des cellules ascogoniales sous-jacentes par une couche de gonidies et d'hyphes entremêlés. Chez le *Solorina saccata*, où les cellules ascogoniales sont au niveau de la couche gonidiale, ce sont les hyphes supérieurs de la couche gonidiale qui fournissent les paraphyses. Les cellules qui donnent naissance à ces organes sont donc d'origine médullaire chez les *Peltigera* ; elles tirent leur origine de la couche gonidiale chez les *Peltidea* et les *Solorina*. Les cellules d'où naissent les paraphyses ont souvent des caractères intermédiaires entre ceux des cellules allongées des hyphes ordinaires et ceux des cellules plectenchymateuses du cortex contigu ; elles sont souvent isodiamétriques et de taille assez grande ; ce caractère est

surtout marqué chez le *Solorina saccata* (Pl. VI, fig. 2) ; dans cette espèce, quelques-unes des cellules qui forment le passage des cellules corticales à celles de la couche gonidiale peuvent, sans donner de paraphyses, rester immédiatement sous la couche paraphysogène ; pourvues d'un ou de deux noyaux, elles peuvent donner, lorsque les cellules ascogoniales multinucléées ont totalement disparu, l'impression de cellules ascogoniales dont le nombre des noyaux ne dépasserait pas deux ; on se gardera de faire cette confusion.

En même temps que le thalamium se développe, les hyphes qu'il surmonte s'organisent en un feutrage plus ou moins serré qui, dans l'apothécie âgée, prendra les caractères d'un plectenchyme : c'est l'hypothécium des auteurs (Pl. XIII, fig. 1, 2, 3) ; il constitue une sorte de coupe qui supporte les paraphyses et supportera plus tard également les asques. Il s'étend sur ses bords au fur et à mesure que le thalamium s'élargit ; cependant, dans une apothécie en voie de développement, la croissance du thalamium est en avance sur celle de l'hypothécium, que le thalamium dépasse sur ses bords. L'hypothécium s'accroît d'autre part en épaisseur par l'adjonction d'hyphes empruntés aux couches sous-jacentes. Il se forme donc aux dépens de la médulle chez les *Peltigera*, aux dépens de la couche gonidiale chez les *Peltidea* et le *Solorina saccata*.

Quand il a acquis ses caractères de vieillesse, ses cellules, pressées les unes contre les autres, épaississent un peu leurs parois ; chacune renferme un protoplasme généralement uninucléé, souvent riche en corpuscules métachromatiques. Il constitue alors, dans les profondeurs de l'apothécie, la formation désignée sous le nom d'excipulum ou excipulum primaire.

Il rappelle par son caractère plectenchymateux le cortex du thalle végétatif. La ressemblance entre les deux formations est rendue plus frappante dans les cas où l'hypothécium, né de la partie supérieure de la couche gonidiale, surmonte la partie de la couche gonidiale ayant conservé ses caractères primitifs. Comme l'hypothécium se met sur ses bords en relation avec le cortex thallin, sa véritable origine a été souvent méconnue par les lichénographes. C'est ainsi que l'un

d'eux décrit l'hypothécium du *Solorina saccata* en ces termes : « Excipulum se confondant avec le thalle dont il est la continuation ; il (le thalle) s'enfonce sous le thécium avec sa couche de gonidies, ses cellules corticales devenant plus petites pour former l'hypothécium » (Harmand, 1909, p. 658). L'hypothécium est, en réalité, une formation bien différente du cortex de l'appareil végétatif ; on s'en rend bien compte en recherchant ce que devient la portion de ce cortex qui surmonte les formations apothéciales.

Le cortex persiste quelque temps au-dessus du thalamium, affectant souvent la forme d'un voile, connu des descripteurs sous le nom de voile thallin (Pl. XIII, fig. 2). Chez les *Peltigera* et le *Solorina saccata*, il garde ses caractères primitifs, conservant ses cellules polyédriques aux parois restées minces ou un peu épaissies, subissant toutefois lui-même un léger épaississement. Chez les *Peltidea*, surtout chez le *Peltidea venosa*, il acquiert des caractères nouveaux. Chez le *Peltidea aphthosa*, les cellules superficielles du cortex apothécial se prolongent en poils, le cortex lui-même s'épaissit, mais sans atteindre l'épaisseur qu'il acquiert chez le *Peltidea venosa*. Dans cette dernière espèce son épaisseur atteint près de 300 μ ; il est formé de cellules aux parois épaisses, à cavités arrondies, ayant tous les caractères d'un prosoplectenchyme. C'est une formation importante par sa masse, de forme générale arrondie, sur la face inférieure de laquelle semblent se mouler la surface du thalamium et l'hypothécium lui-même.

S'il peut s'accroître notablement en épaisseur, le cortex ne s'accroît que faiblement ou pas du tout en largeur ; par suite, et en raison de l'accroissement de la médulle sous-apothéciale et de toute l'apothécie elle-même, celles-ci se recourbent, deviennent convexes vers le bas (Pl. XIII, fig. 1, 2), et un décollement se produit entre le cortex et la couche de paraphyses sous-jacentes. Il se fait donc, entre les paraphyses et le cortex, une fente qui reste étroite quand le cortex sus-apothécial est très épais, mais devient large quand le cortex reste mince.

Dans ce dernier cas, le cortex est tendu comme un voile au-dessus d'une vaste cavité ; ses cellules peuvent se pro-

longer en poils qui pendent dans la cavité sus-thalamiale ; en coupe le cortex paraît tendu au-dessus des paraphyses comme la corde d'un arc (Pl. XIII, fig. 1). Bientôt il se brise, et ses restes persistent quelque temps sur les bords de l'apothécie, à laquelle ils constituent une sorte de rebord plus ou moins frangé (Pl. XIII, fig. 3). Dans le cas du cortex épais du *Peltidea venosa*, on ne saurait parler d'un voile tendu au-dessus des paraphyses ; la cavité sous-corticale reste étroite ; elle paraît se faire, après gélification des membranes du thalamium, dans la gelée elle-même, dont une partie peut rester attachée au plafond de la cavité sus-apothéciale.

Pendant que s'accomplissent ces phénomènes, les cellules ascogoniales présentent des modifications importantes.

Nous les avons quittées au moment où, devenues multinucléées, elles forment un massif assez serré entremêlé de quelques cellules stériles. Ultérieurement elles donnent naissance à des hyphes dont le diamètre est à peine inférieur au leur et qui, comme elles, renferment de nombreux noyaux (Pl. II, fig. 5 ; Pl. IV, fig. 3 ; Pl. V, fig. 2 ; Pl. VI, fig. 3). Ces hyphes sont des hyphes ascogènes. En coupe transversale, on ne saurait les distinguer des cellules ascogoniales également multinucléées, mais ils sont aisément reconnaissables quand ils sont coupés longitudinalement.

Plus tard toutes les formations multinucléées, cellules ascogoniales et hyphes ascogènes, disparaissent ; elles font place à des cellules binucléées qui représentent le stade âgé de l'histoire des hyphes ascogènes. La substitution de l'état binucléé à l'état multinucléé ne se fait pas à la fois dans toutes les cellules, de sorte qu'on peut trouver dans une même coupe les différents termes de cette transformation ; des cellules ascogoniales à nombreux noyaux, des hyphes ascogènes multinucléés et des hyphes ascogènes à cellules binucléées (Pl. VI, fig. 3).

Assez rapidement toutefois, les cellules multinucléées disparaissent en donnant naissance aux hyphes à cellules binucléées. Aussi doit-on, pour observer les formations multinucléées, s'adresser à des apothécies encore très jeunes ;

fréquemment elles ont totalement disparu quand les paraphyses sont développées.

Les descriptions précédentes s'appliquent aux genres *Peltigera, Peltidea, Solorina,* les seuls chez lesquels nous ayons pu observer les premiers débuts du développement de l'apothécie. Chez le *Nephromium,* dont nous n'avons pas eu les jeunes stades à notre disposition, nous n'avons pu étudier le développement de l'apothécie qu'à partir du moment où des dikaryocytes existent déjà sous le thalamium.

A ce moment les paraphyses des *Nephromium,* semblables à celles des autres genres, sont constituées par des filaments étroits, à cellules uninucléées, ramifiés à diverses hauteurs (Pl. VIII, fig. 10) et placés parallèlement les uns aux autres. Mais au lieu de se diriger vers la face supérieure du thalle comme chez les *Peltigera, Peltidea, Solorina,* c'est vers la face inférieure qu'elles dirigent leurs extrémités. Elles naissent aux dépens de la médulle, comme chez les *Peltigera,* mais aux dépens des éléments de la médulle contigus au plectenchyme inframédullaire. Elles viennent donc buter contre ce dernier, qui forme, comme le cortex sus-apothécial des autres genres, un revêtement contigu au thalamium ; plus fugace que le cortex sus-apothécial des *Peltigera, Peltidea, Solorina,* il disparaît de bonne heure. De cette orientation des paraphyses il résulte que le thalamium des *Nephromium* offre sa surface vers la face inférieure du thalle. Plus tard une courbure du lobe qui porte l'apothécie a lieu, de sorte que la surface de l'apothécie est finalement libre vers le haut comme chez les autres Peltigéracées.

De même que dans les autres genres des Peltigéracées, un hypothécium se forme chez les *Nephromium* ; il constitue une couche d'hyphes serrés qui s'étend parallèlement à la surface du thalamium.

Les hyphes ascogènes binucléés, quel que soit le genre qu'on observe, multiplient leurs cellules où les noyaux subissent des divisions conjuguées, s'allongent beaucoup et se ramifient. Bientôt ils prennent part à la constitution

de l'hypothécium, d'abord parce qu'ils cheminent en se dirigeant vers le thalamium, ensuite parce que l'hypothécium, s'accroissant vers le bas par l'adjonction des hyphes sous-jacents, atteint la région des jeunes hyphes ascogènes. Au bout de quelque temps, il devient très difficile de distinguer dans le tissu serré de l'hypothécium les cellules des hyphes ascogènes des cellules stériles ; en coupe transversale, les cellules des hyphes ascogènes, en raison de leur grande longueur, paraissent le plus souvent avec un seul noyau ou sans noyau, et ressemblent beaucoup aux cellules végétatives. Dans les cas les plus favorables où ils sont coupés longitudinalement, on reconnaît leurs longues cellules binucléées, au protoplasme plus dense que celui des cellules voisines généralement pourvues d'un seul noyau. On peut également étudier facilement leurs caractères quand, ayant franchi l'hypothécium, ils cheminent à la base du thalamium.

Chez les *Solorina* et les *Peltidea*, les hyphes ascogènes superficiels circulent parallèlement à la surface de l'hypothécium et fournissent de nombreux rameaux latéraux qui se dressent parmi les paraphyses. Chez les *Peltigera* (en particulier les *Peltigera rufescens* et *canina*), ces rameaux latéraux s'élèvent assez haut parmi les paraphyses, parallèlement à leur direction (Pl. II, fig. 6).

Chez le *Peltigera canina* et le *Peltigera rufescens,* nous avons observé, sur le côté de ces rameaux dressés, des appendices, des sortes de becs recourbés, rappelant les boucles des Basidiomycètes, produites comme eux sur le flanc d'hyphes à cellules binucléées (Kniep, 1915 ; Bensaude, 1917, 1918). Nous avons pris pendant quelque temps de tels becs pour des indices de formation de crochets ascogènes dont la cellule terminale serait accrescente. Nous pensons que cette interprétation était erronée, car nous n'avons pu observer la formation des asques selon le mode en crochet, contrairement à la description qu'en a donnée Maire (1905) chez le *Peltigera canina.*

Les asques des Peltigéracées naissent des cellules terminales des files de dikaryocytes. On voit les jeunes asques reposer au-dessus de la dernière cellule binucléée d'une chaîne

de cellules également binucléées (Pl. II, fig. 6 ; Pl. IV, fig. 4 ; Pl. V, fig. 5, 7, 8, 9 ; Pl. VI, fig. 5 ; Pl. VII, fig. 2, 3, 4, 5, 6). L'asque est donc la cellule terminale d'un hyphe ascogène.

Le dikaryocyte que surmonte un asque est capable d'émettre sur le côté une courte ramification qui devient également un asque (Pl. V, fig. 6 ; Pl. VII, fig. 13 ; Pl. VIII, fig. 7, 8).

Ainsi se font les asques à la base des paraphyses. Leur naissance commence au centre du thalamium, s'étendant vers



Fig. 11. — *Peltidea venosa.* — Grandes cellules de la médulle sous-apothéciale.

les bords. Le thalamium se transforme donc du centre vers la périphérie en une formation renfermant à la fois des paraphyses et des asques (Pl. XIII, fig. 3); c'est le thécium des auteurs.

A ce moment de l'histoire de l'apothécie, ses annexes sont bien près d'avoir acquis leurs caractères définitifs.

L'hypothécium s'est accru par l'adjonction à sa partie inférieure d'hyphes nouveaux. Dans le cas du *Solorina saccata* et des *Peltidea*, les gonidies y sont emprisonnées ; cependant nous avons vu chez le *Solorina saccata*, sous les paraphyses et les asques déjà bien développés, la couche gonidiale pré-

senter encore une certaine épaisseur. En général, les gonidies n'augmentant pas en nombre et les hyphes qui les accompagnent se développant beaucoup, les gonidies paraissent moins nombreuses dans l'hypothécium que dans la couche gonidiale primitive ; elles forment une couche interrompue qui se relie à la couche gonidiale ordinaire aux bords de l'apothécie ; lorsque celle-ci a atteint son complet développement, les gonidies de l'hypothécium sont isolées les unes des autres et marquent, comme des jalons, la situation autrefois occupée par la couche gonidiale.

Sous l'hypothécium s'étend la médulle, dont la partie moyenne reste ordinairement inaltérée, tandis que la partie profonde est parfois considérablement remaniée. Cependant, dans la région moyenne de la médulle sous-apothéciale du *Peltidea venosa*, on trouve, à des hauteurs variables, de grandes cellules de 20 à 30 μ de diamètre, à protoplasme pauvre pourvu d'un noyau, parfois de deux ou même de trois. Elles peuvent en imposer par leur taille et être prises pour des cellules ascogoniales (fig. 11).

Quant à la médulle profonde, elle présente, chez les *Peltigera*, *Peltidea*, *Solorina*, une exagération des modifications qu'elle subit dans le thalle ordinaire : les hyphes deviennent plus larges et acquièrent une paroi plus épaisse. Il se fait ainsi sous l'apothécie un feutrage spécial (*Peltigera*, Pl. XIII, fig. 1). Parfois un véritable plectenchyme se forme (*Peltidea venosa*, Pl. XIII, fig. 2; *Solorina saccata*, Pl. XIII, fig. 3), aux cellules pourvues d'un, quelquefois de deux noyaux. Cette formation correspond à ce que les auteurs appellent l'excipulum secondaire (Harmand, 1909).

Dans le thécium les asques grandissent en écartant devant eux les paraphyses. Ils acquièrent une membrane épaisse, un protoplasme riche et présentent d'importants phénomènes nucléaires. Le protoplasme renferme souvent des corpuscules métachromatiques (*Peltigera horizontalis*, *Peltigera rufescens*) ; il présente de part et d'autre du noyau des formations basophiles, déjà décrites par Maire (1905), qui se colorent vivement par l'hématoxyline ; d'autres formations

basophiles sont disséminées dans le protoplasma. En outre, nous avons mis en évidence dans l'asque du *Solorina saccata*, par la méthode IV de Regaud, des mitochondries et des chondriocontes aux diverses époques du développement.

La membrane des asques des Peltigéracées s'épaissit surtout au sommet et offre bientôt les caractères de la substance décrite par les botanistes sous le nom d'amyloïde ; l'iode en solution aqueuse, par exemple dans la solution de Lugol, lui communique une couleur bleue, plus foncée vers le sommet de l'asque, que la chaleur fait disparaître et qui reparaît par le refroidissement. On peut facilement, en se fondant sur ce phénomène, reconnaître les régions de la membrane de l'asque qui sont les plus riches en amyloïde ; il suffit, après avoir coloré l'amyloïde en bleu par l'iode, de régresser par la chaleur, en surveillant la décoloration. On observe ainsi la présence au sommet de l'asque d'une région très riche en amyloïde. En particulier, chez le *Peltigera canina*, elle constitue un cylindre ou un tronc de cône enchâssé dans la membrane, faisant saillie souvent dans la lumière de l'asque. Elle joue sans doute un rôle dans la déhiscence : elle est projetée avec les spores, ainsi que van Tieghem l'a déjà noté (1891) ; on retrouve les bouchons d'amyloïde au-dessus du thécium après l'expulsion des spores.

Mais les phénomènes les plus intéressants de l'histoire des asques sont présentés par leur appareil nucléaire.

Les deux noyaux que renferme le jeune asque, et qui sont ceux du dikaryocyte dont il dérive (Pl. V, fig. 9, en bas ; Pl. VI, fig. 5, à gauche ; Pl. VII, fig. 1 ; Pl. VIII, fig. 3, 5, 6, 7), se fusionnent alors que l'asque est encore de petite taille ; l'asque devient donc rapidement uninucléé.

Le noyau de fusion renferme, sous une membrane nucléaire, un nucléoplasme incolore, un gros nucléole et un beau spirème. L'aspect du spirème est variable. Toujours il est de grande longueur, et ses nombreux replis s'entremêlent dans la cavité nucléaire. Parfois il constitue un filament mince (Pl. III, fig. 1, 2 ; Pl. V, fig. 6, 8, 9 ; Pl. VII, fig. 2, 3 ; Pl. VIII, fig. 11), parfois un filament plus épais (Pl. VII, fig. 4 ; Pl. VIII, fig. 12) ; d'autres fois, il paraît constitué, suivant des

régions plus ou moins étendues, par deux filaments minces qui cheminent parallèlement l'un à l'autre (Pl. III, fig. 3 ; Pl. VII, fig. 5 ; Pl. VIII, fig. 14) ; enfin il paraît dans certains cas ramassé sur un côté du noyau (Pl. VII, fig. 6; Pl. VIII, fig. 13). Ces divers aspects sont ceux que présentent les noyaux diploïdes au moment où ils se préparent à subir la réduction chromatique ; ils annoncent l'approche de divisions nucléaires aux caractères spéciaux. La taille relativement petite des noyaux qui subissent ces divisions en rend l'étude plus difficile que chez les êtres supérieurs ou même chez quelques Champignons; comparant les aspects observés chez les Peltigéracées à ceux décrits par l'un de nous (Mme F. Moreau, 1914), dans l'étude de la réduction chromatique des Urédinées, nous avons pu y reconnaître les caractères de mitoses réductrices s'effectuant suivant le schéma hétéro-homéotypique (F. Moreau et Mme F. Moreau, 1915). Une première mitose, dont nos figures montrent divers aspects chez les *Peltigera* (Pl. III, fig. 4 à 10) et le *Nephromium resupinatum* (Pl. VIII, fig. 15 à 17), est une mitose hétérotypique. Après une période d'intercinèse (Pl. III, fig. 11 ; Pl. VIII, fig. 18), une seconde mitose a lieu; elle a les caractères d'une mitose homéotypique (Pl. III, fig. 12 et 13 ; Pl. VIII, fig. 19). L'asque renferme alors quatre noyaux haploïdes (Pl. III, fig. 14 ; Pl. VII, fig. 7 ; Pl. VIII, fig. 20). Une mitose intervient encore qui porte leur nombre à huit (Pl. III, fig. 16 ; Pl. V, fig. 10); c'est une mitose typique (Pl. III, fig. 15 ; Pl. VIII, fig. 21, 22).

Dans l'asque, des spores prennent naissance. Des différences interviennent selon qu'il s'agit des *Peltigera*, *Peltidea*, *Nephromium* d'une part, des *Solorina* d'autre part.

On sait, en effet, que les spores des Peltigéracées se ramènent à deux types. Les unes sont étroites, aciculaires : ce sont celles des *Peltigera*, *Peltidea*, *Nephromium* ; elles sont pluricellulaires, le nombre de leurs cloisons variant avec les espèces : il est de trois chez le *Peltidea venosa* et les divers *Nephromium*, généralement de trois chez le *Peltigera horizontalis*, ordinairement un peu plus élevé chez les autres *Peltigera* et chez le *Peltidea aphthosa*. Dans ces trois genres, huit

spores en principe, parfois six seulement, sont formées dans chaque asque.

Au contraire, chez les *Solorina*, les spores sont ovoïdes-elliptiques, larges, renflées, bicellulaires. Chez le *Solorina saccata*, il ne s'en forme que quatre dans chaque asque. Cependant on sait que chez le *Solorina crocea* six ou huit naissent par asque, alors que les asques du *Solorina bispora* et du *Solorina macrospora* n'en forment que deux.

A ces différences dans la structure des spores et dans leur nombre correspondent des différences dans leur mode de formation.

Dans le cas du *Peltigera horizontalis*, par exemple, aux asques octospores et aux spores tétracellulaires, les huit noyaux de l'asque s'allongent (Pl. III, fig. 17) et, autour de chacun d'eux, se délimite une ascopore. La spore naît sphérique ou ovale (Pl. III, fig. 18) et s'allonge ultérieurement (Pl. III, fig. 19). Son noyau s'allonge également et prend l'aspect du « Kometenkern » de Ruhland (1901), dans lequel le nucléole occupe l'une des extrémités pendant que la masse chromatique occupe l'autre. Cet état dure peu. Le noyau reprend bientôt sa forme ordinaire (Pl. III, fig. 20) et se divise. Entre les deux noyaux ainsi produits se fait une cloison (Pl. III, fig. 21). Dans chacune des deux cellules qu'elle sépare, une division de noyau, suivie d'un cloisonnement, a lieu, et la spore devient tétracellulaire avec un noyau dans chaque cellule (Pl. III, fig. 22).

Des phénomènes analogues ont lieu chez les autres *Peltigera* et chez les *Peltidea* (Pl. IV, fig. 5, 6, 7, 8 ; Pl. V, fig. 11, 12, 13, 14, 15, 16) et *Nephromium* (Pl. VIII, fig. 24, 25, 26). Chez le *Nephromium resupinatum*, nous avons vu les rayons archoplasmiques au moment de la délimitation des ascospores (Pl. VIII, fig. 23).

Chez le *Solorina saccata*, autour de quatre noyaux seulement, se forment quatre spores. La taille des noyaux restant dans l'épiplasme au moment de la délimitation des spores (Pl. VII, fig. 8, en bas) nous fait supposer que ce sont des noyaux de seconde division, par conséquent des noyaux en retard sur ceux autour desquels les spores se forment ; la

cause de la réduction du nombre des ascospores serait la même que celle à laquelle est dû le dimorphisme des ascospores du *Bulgaria inquinans* (Moreau, 1914). Chez le *Solorina saccata*, quatre spores seulement sont formées, et dans l'asque plus âgé on trouve les vestiges des noyaux inutilisés sous forme de noyaux dégénérés qu'on ne distingue bientôt plus des granulations chromatiques sidérophiles de l'épiplasme. Contrairement à ce que nous avions cru d'abord (F. Moreau et Mme F. Moreau, 1916), c'est donc autour des quatre noyaux de troisième division que les ascospores se forment. Des rayons archoplasmiques sont visibles au moment de leur délimitation; ils divergent à partir du centrosome et se replient en enfermant en partie le noyau correspondant (Pl. VII, fig. 8).

Dans la spore uninucléée (Pl. VII, fig. 9, 10) ainsi formée, le noyau se divise une fois comme dans les spores précédentes. Un cloisonnement suit (Pl. VII, fig. 11), mais cet état bicellulaire, qui n'était que transitoire chez les autres Peltigéracées, est ici définitif (Pl. VII, fig. 12, 13). Il sera intéressant de rechercher les phénomènes cytologiques des *Solorina* à asques bispores.

L'ascospore des Peltigéracées arrivée à maturité, au proto-



Fig. 12. — *Peltigera horizontalis.* — Spore germant.

plasme riche en corpuscules métachromatiques, est capable de germer et de donner naissance à de nouveaux mycéliums (fig. 12).

Nous pouvons donc résumer de la façon suivante l'histoire du développement des apothécies des Peltigéracées.

Les faits que nous venons de rapporter sont relatifs au développement des cellules ascogoniales et à l'histoire des annexes stériles de l'apothécie.

Les cellules ascogoniales apparaissent les premières; pourvues au début d'un seul ou d'un petit nombre de noyaux,

elles deviennent bientôt multinucléées ; plus tard, elles donnent naissance à des hyphes ascogènes multinucléés comme elles, puis binucléés. Ces derniers se dirigent vers la surface (supérieure ou inférieure suivant les genres) et transforment leur cellule terminale en asque. Dans l'asque, une fusion des deux noyaux primitifs en un noyau unique a lieu. Le noyau de fusion subit ultérieurement une première division, hétérotypique, puis une seconde, homéotypique, enfin une troisième, typique. Autour des huit noyaux qui résultent de ces trois divisions successives (ou seulement autour de quatre d'entre eux), des spores se forment. D'abord uninucléées, elles divisent leur noyau une fois, deux fois ou plus, selon les espèces, et, chaque mitose étant accompagnée d'une division cellulaire, la spore acquiert ses caractères définitifs.

Quant aux annexes de l'apothécie, les premières apparaissent de bonne heure sous forme de paraphyses constituant le thalamium ; le tissu qui surmonte le thécium n'est autre chose que le cortex végétatif (ou, dans le cas des *Nephromium*, le plectenchyme inframédullaire), qui constituera plus tard le voile thallin ; le tissu situé à la base des paraphyses constitue l'hypothécium ou excipulum primaire ; nous avons insisté sur son origine, qui ne doit pas être rapportée au cortex végétatif. Enfin l'apothécie âgée voit les parties profondes de la médulle sous-apothéciale se modifier et former l'excipulum secondaire.

Pour établir le synchronisme du développement des parties fertiles et des parties stériles de l'apothécie, nous dirons que les cellules ascogoniales sont présentes tout au début, qu'elles persistent parfois sous les paraphyses jeunes et qu'elles ont disparu lorsque les paraphyses sont bien développées. Le développement de l'hypothécium est contemporain de celui des hyphes ascogènes binucléés, qu'il englobe parmi ses filaments. Enfin l'excipulum secondaire prend naissance dans les apothécies âgées, et son complet développement est atteint avant la complète maturité de tous les asques du thécium.

Les phénomènes les plus remarquables de ce développement sont d'abord la structure multinucléée de l'ascogone et ensuite la grande importance prise par les dikaryocytes dans la consti-

tution des hyphes ascogènes. Grâce à ces caractères, il constitue un type nouveau de développement de l'apothécie chez les Lichens et, à certains points de vue, chez les Ascomycètes.

§ 2. — Les théories.

Arrivés au terme de l'étude du développement des apothécies des Peltigéracées, nous devons nous demander quelle part y prennent les phénomènes de la sexualité, si toutefois ils interviennent. Examinons donc les théories qu'on a émises à ce sujet.

1° Théorie de Stahl-Bachmann.

La théorie de Stahl (1877), créée pour les *Collema*, exige l'existence de spermaties et de trichogynes dont l'extrémité fait saillie à la surface du thalle. Chez la plupart des Peltigéracées, d'après tous ceux qui ont étudié ces Lichens, les spermaties sont rares ou absentes. Quant aux trichogynes, nous nous accordons avec nos devanciers pour affirmer que l'ascogone ne présente aucun prolongement se dirigeant vers la surface du thalle et faisant saillie à l'extérieur. La théorie de Stahl sous sa forme ancienne ne saurait donc trouver aucun appui dans l'étude que nous avons faite des Peltigéracées.

Mais nous avons vu que cette théorie a reçu de miss Bachmann (1912, 1913) une forme nouvelle. D'après miss Bachmann, la fécondation pourrait se faire non par des spermaties répandues dans le milieu extérieur et par des trichogynes sortant à la surface du thalle, mais par des spermaties incluses dans le thalle et des trichogynes internes. Miss Bachmann exprime l'espoir que l'étude des Peltigéracées révélera une sexualité conforme à ce type. Il n'en est rien. Au cours des recherches que nous avons faites, nous n'avons vu à l'intérieur du thalle aucun trichogyne, ni aucune cellule pouvant correspondre à une spermatie interne.

Nos observations sont donc contraires aux suppositions de miss Bachmann ; elles ne confirment la théorie de Stahl ni sous sa forme ancienne, ni sous sa forme rajeunie.

2° Théorie de Fünfstück.

Fünfstück (1884) était arrivé à la même conclusion, bien entendu en ce qui concerne la forme primitive de la théorie de Stahl. La structure des ascogones des Peltigéracées dépourvus de trichogynes, l'absence presque totale de spermaties l'ont conduit à considérer que, chez ces Champignons, aucun phénomène sexuel n'intervient dans le développement des apothécies.

Cette conclusion est absolument conforme aux faits connus au temps où elle fut énoncée, et nous avons, dans les pages qui précèdent, confirmé l'exactitude des faits sur lesquels elle repose. Cependant, grâce aux connaissances acquises par l'application des méthodes cytologiques à l'étude des Champignons, une valeur sexuelle a été de nos jours reconnue à des organes que la seule étude histologique conduisait à considérer comme purement végétatifs et sans aucun rapport avec la sexualité. Cette révolution dans nos idées est surtout l'œuvre de Dangeard. Aussi avons-nous à rechercher si les phénomènes cytologiques que nous avons décrits chez les Peltigéracées sont ou non conformes aux vues de Dangeard sur la sexualité des Champignons supérieurs.

3° Théorie de Dangeard.

En 1893, Dangeard découvrait, en collaboration avec son élève Sappin-Trouffy, une fusion nucléaire dans la téleutospore des Urédinées. S'appuyant sur les homologies de la téleutospore des Urédinées, de la chlamydospore des Ustilaginées, de la baside et de l'asque des Champignons supérieurs, il rechercha et découvrit également une fusion nucléaire dans ces divers organes.

En même temps, il attribuait à cette fusion la valeur d'une fusion sexuelle, identique à celle qui prend place entre les noyaux de deux gamètes peu après leur union. C'était une vue hardie, car jusque-là on ne connaissait aucun phénomène de fusion sexuelle entre deux noyaux d'une même cellule, aucun de ces cas dont les Protozoaires nous ont donné depuis

de nombreux exemples, et qu'on désigne sous le nom d'autogamie ; cette vue apportait à la question depuis longtemps discutée de la sexualité des Champignons une solution nouvelle, relevant de la cytologie.

La plupart des tentatives faites pour attribuer aux Champignons supérieurs une sexualité avaient été sans succès. Tulasne, Brefeld croyaient à son absence complète ; de Bary, cependant, recherchait à l'origine du périthèce une copulation d'éléments analogues à ceux qui s'unissent chez les Mucorinées, les Péronosporées ou les Saprolégniées. Il observa, dans quelques cas particulièrement favorables, la réunion de cellules ou d'organes qui paraissaient en copulation, l'union d'un oogone, ascogone ou organe femelle, avec une anthéridie, organe mâle ; mais il ne put voir nettement s'il y a fusion des deux éléments, déversement du contenu de l'un dans l'autre ; aussi il admit que, dans la plupart des cas, la fécondation pouvait se faire par le simple contact des deux filaments copulateurs.

C'était donner un nouvel aliment aux controverses qui s'étaient élevées sur cette question que la transporter dans le domaine de la cytologie. Les vues de Dangeard soulevèrent de multiples objections. Tous les cytologistes s'accordèrent pour reconnaître la réalité d'une fusion de noyaux dans le jeune asque et les organes homologues, mais la plupart lui refusèrent le caractère de fusion sexuelle.

Reprenant quelques-uns des exemples les plus favorables aux vues de de Bary, *Sphærotheca Castagnei* et *Pyrenoma confluens*, Harper (1895, 1900) leur appliqua les méthodes de la technique histologique. Après l'union de l'anthéridie et de l'oogone, il observa dans ce dernier une fusion des noyaux mâles et femelles deux à deux.

Dès lors la théorie de de Bary semblait recevoir des recherches histologiques une consécration qui paraissait définitive. Il convenait de considérer les fusions nucléaires dans l'oogone comme les véritables fusions sexuelles et la fusion de Dangeard comme constituant un phénomène particulier, une « deutérogamie » sans rapport connu avec la reproduction sexuelle.

Une discussion s'ensuivit entre Dangeard et Harper : la fécondation chez les Champignons supérieurs avait-elle lieu dans l'ascogone, à l'origine du périthèce, ainsi que le prétend Harper, ou se faisait-elle seulement dans l'asque, comme le soutient Dangeard ?

Ce fut pour Dangeard une discussion féconde. Amené à étudier l'origine du périthèce pour répondre aux critiques de son adversaire, il réunit sur cette question des documents considérables, qui le conduisirent à maintenir ses vues premières sur la signification sexuelle de la fusion nucléaire de l'asque et à formuler finalement des conclusions importantes relatives à l'origine de cette sexualité particulière et à sa phylogénie.

Pour Dangeard (1907) les organes copulateurs de de Bary sont bien des organes de reproduction sexuelle, mais ils ne fonctionnent plus aujourd'hui comme une anthéridie et un oogone ; aucune fusion n'a lieu entre eux ; ils s'unissent quelquefois, mais jamais l'un ne déverse son contenu dans l'autre ; parfois même ils ne contractent aucune union ; le plus souvent d'ailleurs l'anthéridie fait défaut. Dans tous les cas l'ascogone seul se développe et si l'anthéridie existe, il ne reçoit d'elle aucune fécondation. Que l'ascogone existe seul ou qu'une anthéridie l'accompagne, l'ascogone ne contient donc jamais que ses propres noyaux. Aucune fusion nucléaire ne se produit dans l'ascogone. L'ascogone se développe, pousse des hyphes ascogènes qui produisent des asques, et c'est seulement dans les asques que les noyaux se fusionnent. La fusion dans le jeune asque représente une fusion retardée qui, chez les ancêtres des Ascomycètes actuels, avait lieu dans l'oogone.

Telle est, exposée dans ses grands traits, la théorie de Dangeard sur la sexualité des Champignons supérieurs. C'est cette théorie que nous avons à soumettre à l'épreuve des faits observés chez les Peltigéracées.

Elle exige essentiellement l'absence de toute fécondation de l'ascogone soit par des spermaties, soit par une anthéridie, et d'autre part l'absence, dans le cours du développement, de toute fusion de noyaux autre que celle qui prend place dans l'asque.

Or nous avons vu que l'ascogone n'est pas accompagné d'anthéridie et que le développement de l'apothécie se fait, dans tous les cas où nous l'avons suivi en entier, en l'absence de spermaties. Nous avons vu également qu'aucune fusion de noyaux ne prend place ni dans l'ascogone, ni dans les hyphes ascogènes, sauf dans la cellule terminale de ces derniers, qui se transforme en asque. Les exigences de la théorie de Dangeard sont donc satisfaites par les faits que nous avons observés chez les Peltigéracées.

Nous avons maintenant à soumettre à pareille épreuve les objections que les adversaires des idées de Dangeard leur opposent, en recherchant si elles sont justifiées en ce qui concerne les Peltigéracées. Elles peuvent se ramener à six groupes de considérations :

a. L'existence d'une fécondation actuelle par spermaties ;

b. Une copulation d'oogone et d'anthéridie à la base du périthèce ;

c. Une fusion de noyaux dans l'ascogone ;

d. Une fusion de noyaux dans les hyphes végétatifs ;

e. Un appariement de noyaux dans l'ascogone ;

f. L'existence d'une double réduction chromatique dans l'asque.

a. Nous avons déjà rejeté pour les Peltigéracées l'existence d'une fécondation actuelle au moyen de spermaties ; nous avons vu que ni sous sa forme ancienne, ni sous sa forme renouvelée la théorie de Stahl n'est justifiée par l'histoire du développement des apothécies des Peltigéracées.

b. Nous n'avons pas observé davantage une copulation de l'ascogone avec une anthéridie. Un ascogone multicellulaire dès le début eût exigé de multiples anthéridies, qui ne nous auraient sans doute pas échappé. La théorie de de Bary d'une copulation d'organes à l'origine du périthèce n'est donc pas satisfaite dans le cas qui nous occupe.

c. Il n'y a pas par suite à rechercher, dans les cellules ascogoniales, une fusion des noyaux femelles avec des noyaux mâles venus d'une anthéridie. Les fusions décrites par Harper chez le *Sphærotheca Castagnei* et le *Pyronema confluens* n'existent pas ici. Mais, dans d'autres cas où l'anthéridie fait

défaut, divers auteurs ont décrit des fusions entre les noyaux de l'ascogone, réalisant ainsi un phénomène de parthénogamie. De telles fusions existent-elles dans l'ascogone des Peltigéracées? Nous les avons cherchées en vain.

Elles auraient pour résultat de réduire le nombre des noyaux des cellules ascogoniales.

La densité de plus en plus grande du protoplasme des cellules ascogoniales étant pour nous un point de repère pour dire l'âge de ces cellules, nous avons toujours vu le nombre des noyaux augmenter avec la densité et la chromaticité du cytoplasme, et nous n'avons jamais constaté aucune diminution de leur nombre dans les cellules les plus âgées.

Nous nions donc l'existence de fusions nucléaires dans les cellules de l'ascogone chez les Peltigéracées.

d. Il n'y a pas lieu de discuter chez ces Lichens l'existence d'une pseudogamie analogue à celle décrite par divers auteurs dans les hyphes végétatifs, car elle se produirait, d'après eux, dans des cas où l'ascogone fait défaut ou dégénère de bonne heure ; une fusion des noyaux dans les filaments végétatifs aurait pour but de remplacer celle qui devrait avoir lieu dans l'ascogone absent.

e. Un appariement de noyaux a-t-il lieu dans l'ascogone des Peltigéracées, comme Claussen (1912) le soutient chez le *Pyronema confluens*? Le petit nombre des noyaux de l'ascogone et des hyphes ascogènes encore multinucléés nous en rendait l'observation facile. Nous nous croyons en droit d'affirmer que ce phénomène ne se produit pas dans les cellules ascogoniales. Dans les hyphes ascogènes, au moment où la structure binucléée succède à la structure plurinucléée, on pourrait considérer comme associés les deux noyaux que le cloisonnement cellulaire isolera dans un même dikaryocyte ; mais il ne s'agit pas là du phénomène de conjonction précoce au sein de l'oogone que décrivent Claussen chez le *Pyronema confluens* et Bessonoff (1914) chez le *Sphærotheca Castagnei.*

f. Enfin les adversaires des idées dangeardiennes invoquent contre elles l'existence d'une double réduction chromatique dans l'asque.

Indépendamment de l'observation directe, une manière

en effet de prouver que la fusion nucléaire de l'asque est précédée dans le développement par une autre fusion nucléaire, c'est de prouver que le noyau de fusion de l'asque possède dans sa structure des traces de deux fusions successives et de chercher à les mettre en évidence lors des divisions réductrices. A une double fusion de noyaux doit correspondre une double réduction chromatique, celle-ci se répartissant sur les trois mitoses du noyau de fusion de l'asque.

Or nous avons vu plus haut que nous avons été conduits à admettre pour les Peltigéracées une réduction chromatique du type hétéro-homéotypique, intéressant seulement les deux premières mitoses de l'asque ; la troisième est une mitose typique ne participant pas à la réduction.

L'ensemble des faits que nous avons observés chez les Peltigéracées, loin d'apporter aucun appui aux arguments opposés à la théorie de Dangeard de la sexualité des Champignons supérieurs, nous paraît, au contraire, dans la mesure où quelques faits particuliers peuvent confirmer une théorie générale, entièrement conforme à cette théorie.

A la lumière des idées dangeardiennes, les cellules ascogoniales des Peltigéracées apparaissent comme les représentants d'organes sexuels qui devaient autrefois entrer en copulation avec des organes homologues, par un phénomène que réalisent encore aujourd'hui les ampoules copulatrices, oogones et anthéridies, des Champignons inférieurs.

Les Peltigéracées sont les premiers Lichens chez lesquels nous décrivons des ascogones semblables, par leur caractère multinucléé, aux organes copulateurs de ce type. Il apparaît dès maintenant possible de rechercher les ancêtres de certains Lichens, en particulier des Peltigéracées, parmi les Champignons inférieurs. La théorie de Stahl, déjà mise en doute par les résultats de l'étude des Ascomycètes autonomes, reçoit un choc direct de l'étude que nous venons de faire du développement des appareils ascosporés des Peltigéracées ; la nécessité d'une nouvelle étude des formes sur lesquelles repose la croyance en une origine floridéenne des Lichens s'impose.

DEUXIÈME PARTIE

L'ALGUE

Entre le cortex et la médulle d'une Peltigéracée s'étend une couche de cellules dans laquelle il est facile de reconnaître la présence de deux sortes d'éléments : des éléments mycéliens, sur lesquels nous ne reviendrons pas, et des éléments colorés en vert ou vert bleuâtre, suivant les espèces, et qu'on désigne sous le nom de gonidies. L'ensemble de la formation, hyphes et gonidies, forme la couche gonidiale et s'étend d'une manière continue sous le cortex, s'arrêtant généralement à peu de distance des bords du thalle. Le tissu connu sous le nom de cortex inférieur chez les *Nephromium* et qui n'est, nous l'avons vu, que le résultat d'une modification des éléments inférieurs de la médulle, n'est pas accompagné d'une couche gonidiale ; celle-ci est unique chez les *Nephromium* comme chez les autres Peltigéracées.[1]

Quant aux gonidies ou éléments verts de la couche gonidiale, elles se présentent sous deux types : les unes sont de couleur vert franc, les autres sont d'un vert mélangé de bleuâtre. Les premières sont des chlorogonidies ou gonidies proprement dites ; les autres sont des glaucogonidies ou gonimies. Les premières rappellent par leur couleur la chlorophylle des Algues vertes, les autres, le pigment des Cyanophycées. La ressemblance entre les gonidies et les Chlorophycées d'une part, entre les gonimies et les Cyanophycées d'autre part, est d'ailleurs profonde, et des discussions passionnées se sont élevées sur la question de savoir si les éléments verts des Lichens n'étaient pas autre chose que des Algues, Chlorophycées et Cyanophycées, vivant dans les tissus d'un

Champignon. Cette dernière opinion a prévalu au moins chez les biologistes, sinon chez tous les lichénologues.

Nous verrons que la structure des gonidies des Peltigéracées en fait des éléments identiques à des Algues et qu'elles doivent être rapportées soit aux Chlorophycées, soit aux Cyanophycées.

La nomenclature des Lichens que nous avons adoptée permet de distribuer aisément les gonidies des divers genres de Peltigéracées entre ces deux groupes de végétaux. On trouve des Chlorophycées dans la couche gonidiale des *Peltidea, Solorina, Nephroma,* des Cyanophycées dans celle des *Peltigera, Solorinina, Nephromium.*

Mais, indépendamment de ces Algues, que l'on considère comme propres au Lichen, caractéristiques des genres ou au moins des sous-genres, une Peltigéracée peut héberger d'autres Algues qui peuvent en être des hôtes fréquents, parfois même des hôtes habituels, mais dont la présence ne paraît pas, comme celle des premières, nécessaire à la vie du Lichen. Ce n'est que dans des cas rares qu'elles ont forcé l'attention du systématicien au point d'être considérées par lui comme partie intégrante du Lichen et d'être introduites dans sa diagnose (cas des Algues bleues dans l'espèce *Peltidea aphthosa,* dans la section *Pleurothea* des *Solorina* Hue, 1910, 1911, 1912) ; elles forment le plus souvent, avec les hyphes environnants, des sortes de tubercules connus sous le nom de céphalodies. Nous reviendrons sur ces formations dans un chapitre ultérieur.

Retenons, pour le moment, qu'une Peltigéracée peut renfermer une Algue Chlorophycée ou Cyanophycée dans sa couche gonidiale, et qu'il n'est pas rare que les Peltigéracées à Chlorophycées renferment, dans des céphalodies ordinairement, des Algues Cyanophycées.

Nous étudierons dans cette partie de notre travail les Algues des Peltigéracées en elles-mêmes, remettant à un chapitre suivant l'étude des questions que soulève leur présence parmi les hyphes des Champignons.

CHAPITRE PREMIER

CHLOROPHYCÉES

Des Chlorophycées prennent part à la constitution des *Solorina, Peltidea, Nephroma.* Nous n'avons pas eu entre les mains d'exemplaires de *Nephroma* (ces Lichens habitent les régions arctiques); nos observations ont porté sur les Algues des seuls *Solorina* et *Peltidea.*

Ces Algues sont, d'une manière générale, fort mal connues. On sait les difficultés qu'on éprouve pour nommer une Algue en l'absence de cultures pures. Chodat (1909, 1913) a montré la nécessité de telles cultures et a imposé aux algologues qui se livrent à la systématique des formes inférieures des Chlorophycées des méthodes de travail en dehors desquelles les résultats obtenus conservent un caractère incertain et une valeur provisoire.

Aussi ne faut-il pas s'étonner des divergences d'opinion des auteurs qui ont étudié les Chlorophycées des Peltigéracées. C'est ainsi que l'Algue des *Solorina* est considérée comme le *Dactylococcus infusionum* Näg. par Bornet (1873); pour Hue (1911-1912), c'est le *Dactylococcus infusionum*, sinon un *Pleurococcus.* La même indécision règne au sujet des Algues des *Peltidea.* Pour Bitter (1909), l'Algue du *Peltidea aphthosa* a des caractères de *Pleurococcus*: elle est de forme ronde et se segmente suivant plusieurs plans; les Algues allongées du *Peltidea venosa* se rapportent pour le même auteur à un *Stichococcus*; ce sont même pour Jatta (1900) des *Stichococcus minor* Näg., alors que Fünfstück (1907) les rapporte à un *Dactylococcus.* L'imprécision des diagnoses anciennes des genres, le peu d'importance accordé par beaucoup d'auteurs anciens à la présence ou à l'absence d'un pyrénoïde, l'observation insuffisante du mode de division des cellules des Algues sont pour quelque chose dans toutes ces contradictions.

L'étude des Chlorophycées des Lichens, de celles des Peltigéracées en particulier, mérite d'être reprise avec le degré de précision auquel a été portée par Chodat et son école

l'étude des Algues vertes autonomes et celle même de quelques gonidies, et en particulier celles des *Solorina*.

Il est cependant une condition grâce à laquelle il semble que la nécessité de cultures pures artificielles soit moins impérieuse pour les Algues des Lichens que pour celles qui vivent en liberté. C'est que les Algues des Lichens constituent, dans une certaine mesure, des cultures pures, nous entendons des cultures relativement pures, où elles sont en mélange avec d'autres êtres vivants, Champignons, Bactéries, voire des Algues, mais dont il est facile de les distinguer dans le complexe lichénique. Dans la plupart des cas, les Algues d'une même couche gonidiale proviennent de la même gonidie primitive si le thalle mycélien tire son origine d'une ascospore, d'un petit groupe de gonidies sœurs ou cousines si le thalle résulte du développement des organes que nous apprendrons bientôt à connaître sous le nom de sorédies ; elles ont généralement une cellule ancêtre commune et forment, mieux qu'une culture pure, une culture pedigree. C'est à cette commune origine que les diverses Algues d'une même couche gonidiale doivent d'offrir entre elles une grande ressemblance. Cette uniformité, qui tranche avec la dissemblance des Algues autonomes récoltées dans la nature où elles sont en mélange, les Algues des Lichens la doivent encore à la sélection qu'exerce le Champignon sur les Algues qui se trouvent à sa proximité. Toutes ne sont pas capables de contracter avec lui une union durable ; un petit nombre d'Algues seulement, et peut-être pour une espèce de Champignon donnée une seule espèce d'Algue, est capable de se développer activement en union avec lui. Pour ces raisons, origine souvent commune à partir d'une cellule d'Algue unique, élimination des Algues impropres à la vie avec le Champignon d'un Lichen, les Algues des Lichens constituent en général une population homogène, propre à l'établissement d'une diagnose. Aussi nous croyons-nous autorisés à fournir ici une description provisoire des Chlorophycées que nous avons observées chez les Peltigéracées, en l'absence de cultures pures, cependant grandement désirables, mais que les circonstances ne nous ont pas encore permis de réaliser.

Des cultures pures des Algues vertes des *Solorina* ayant été faites par Chodat (1913), c'est par elles que nous commencerons l'exposé de nos observations.

§ 1. — CHLOROPHYCÉES DES *SOLORINA*.

Chodat (1913) a isolé du *Solorina saccata* et du *Solorina crocea* deux Chlorophycées qui constituent respectivement les couches gonidiales de l'un et l'autre de ces Lichens. Il a réuni sur leurs besoins alimentaires et leur façon de se comporter selon les milieux des documents qui seront très importants pour la connaissance des rapports de ces Algues avec les Champignons auxquels elles sont associées. L'étude morphologique faite sur des cultures pures artificielles a conduit Chodat à les considérer comme des formes voisines, comme deux espèces élémentaires, *Coccomyxa Solorinæ-saccatæ* Chod. et *Coccomyxa Solorinæ-croceæ* Chod. Remarquons qu'en attribuant ces deux espèces au genre *Coccomyxa*, Chodat altère légèrement la diagnose originelle des *Coccomyxa*, suivant laquelle les cellules sont entourées d'une enveloppe gélatineuse (Schmiddle, 1901). Chodat considère ce caractère comme négligeable et, l'ensemble des autres caractères des gonidies des *Solorina* concordant avec ceux des *Coccomyxa*, c'est sous cette désignation qu'il les décrit.

Dans les *Solorina saccata* étudiés par nous, la couche gonidiale renferme de nombreuses cellules vertes, allongées, elliptiques [Harmand (1909) les donne comme globuleuses], arrondies aux extrémités (Pl. IX, fig. 1 à 3) ; leur nombre diminue souvent au voisinage d'une céphalodie (Pl. XIII, fig. 5) ; leur taille est un peu variable : elles sont légèrement plus petites dans la profondeur de la couche gonidiale qu'au voisinage immédiat du cortex ; au voisinage d'une céphalodie, ou lorsqu'elles sont dans les tissus d'une apothécie, elles peuvent n'être que de petites dimensions ; le plus généralement elles ont de 4 à 7 μ de longueur sur 3 μ environ de largeur. Chacune d'elles renferme un chromatophore appliqué contre la paroi cellulaire, qu'il tapisse sur plus de la moitié de son pourtour ; ce chromatophore est dépourvu de pyrénoïde.

L'emploi des colorants nucléaires décèle un noyau unique, situé dans la région moyenne de la cellule. Nous n'avons pu réussir à y mettre en évidence des mitochondries ; des formations que nous avions d'abord considérées comme telles ont présenté, dans un examen ultérieur, les caractères des corpuscules métachromatiques (Pl. IX, fig. 2). Ceux-ci sont nombreux ; ils sont parfois répandus dans toute la cellule, la métachromatine paraît parfois imprégner le chromatophore ou former des grains dont il est difficile de dire s'ils sont localisés sur la surface ou inclus dans sa substance (Pl. IX, fig. 3). La coloration des corpuscules métachromatiques dans ces cellules est souvent difficultueuse, et, même après l'emploi des fixateurs les plus propres à les mettre ultérieurement en évidence, de longs séjours (parfois une nuit) dans les liquides colorants sont souvent nécessaires pour obtenir leur coloration qu'une régression de faible durée (quelques secondes) ne tarde pas à faire disparaître. Au cours de ces colorations par des solutions métachromatiques, le noyau s'est lui-même parfois montré chromotrope.

Nous avons observé fréquemment la division de l'Algue Chlorophycée du *Solorina saccata* et noté la position oblique du plan de division par rapport à l'axe de la cellule (Pl. IX, fig. 1, en bas, à droite).

Ce caractère, joint à ceux tirés de la forme de la cellule et de celle de son chromatophore ainsi qu'à l'absence de pyrénoïde, permet de rapporter l'Algue des *Solorina saccata* étudiés par nous à la même espèce, *Coccomyxa Solorinæ-saccatæ*, que celle des *Solorina saccata* étudiés par Chodat.

§ 2. — CHLOROPHYCÉES DES *PELTIDEA*.

Les gonidies des *Peltidea* sont très semblables à celles des *Solorina*. La couche gonidiale renferme de nombreuses cellules vertes, allongées, elliptiques, arrondies aux deux bouts et renfermant un chromatophore pariétal sans pyrénoïde (Pl. IX, fig. 4 et 5). Ces Algues ne sont donc pas rondes comme celles qu'a décrites Bitter (1909) et qu'a dessinées Crombie (1894) chez le *Peltidea aphthosa*. Les dimensions de

leurs cellules sont variables. Chez le *Peltidea venosa*, il arrive que de très grandes différences de taille existent entre les Algues de la partie supérieure et celles de la profondeur de la couche gonidiale ; elles peuvent être trois fois plus petites en bas qu'en haut avec toutes les tailles intermédiaires dans la région moyenne. De même, chez le *Peltidea aphthosa*, où la couche gonidiale est épaisse, les Algues de la partie inférieure sont plus petites que celles qui avoisinent la surface. La taille ordinaire des cellules du *Peltidea venosa* est de 4 à 6,5 μ en longueur sur 2 à 4,5 μ en largeur; celles du *Peltidea aphthosa* sont plus petites.

Le chloroplaste, le noyau, les corpuscules métachromatiques des gonidies des *Peltidea* se présentent avec les mêmes caractères que chez celles du *Solorina*.

La recherche de figures de division ne nous a pas fourni les images de segmentation par un plan transversal qui devient ensuite oblique et qui nous permettraient de rattacher l'Algue des *Peltidea* au genre *Coccomyxa*.

En l'absence de cultures, nous proposons de rapporter provisoirement les gonidies du *Peltidea aphthosa* et celles du *Peltidea venosa* au genre *Stichococcus* et de les désigner, à titre également provisoire, sous les noms respectifs de *Stichococcus Peltideæ-aphthosæ* et *Stichococcus Peltideæ-venosæ* ; seule l'étude de cultures pures permettra de fixer d'une manière durable leur position systématique.

CHAPITRE II

CYANOPHYCÉES

Les Cyanophycées sont très répandues parmi les Peltigéracées ; nous avons vu qu'elles entrent dans la constitution de la couche gonidiale des *Peltigera* et des *Nephromium* parmi les Lichens de nos régions et des *Solorinina* exotiques ; elles constituent des formations importantes chez certains *Solorina* (section *Pleurothea* Hue), où elles ont été considérées comme aussi essentielles que les gonidies vertes elles-mêmes (Hue,

1910, 1911-1912) ; elles sont enfin répandues chez beaucoup de *Peltigera, Peltidea, Solorina,* dans des sortes de tubercules dits céphalodies, et même leur présence habituelle y est parfois considérée comme un caractère spécifique (*Peltidea aphthosa*).

L'étude complète des Cyanophycées des Lichens nécessitera, comme celle des Chlorophycées, l'examen de cultures pures. En l'absence de telles cultures, les auteurs ont dû se contenter de signaler la ressemblance de ces Algues avec telle ou telle Algue autonome. On s'entend assez pour rapprocher les gonimies des Peltigéracées des Cyanophycées voisines des *Nostoc* ; une précision plus grande, par exemple l'attribution par Baranetzky (1867) au *Polycoccus punctiformis* Kütz. des gonimies des *Peltigera*, est illusoire. Qu'il nous suffise de rappeler que, dès 1867, Askenasy avait montré la grande ressemblance, sinon la complète identité, des gonimies du *Peltigera canina* avec celles des *Collema* et avec les Algues à phycochrome au point de vue des propriétés optiques des pigments. Itsigsohn (1868) distingue nettement les gonimies du *Peltigera canina* des gonidies vertes par un ensemble de caractères, en particulier l'absence de noyau, la couleur bleu verdâtre, la division par constriction ; il étudie chez ces gonimies la formation de colonies de forme *Glœocapsa* et paraît les rapprocher du *Palmoglœa monococca* Kütz. Plus tard Bornet (1873) rapporte ces gonidies à des Nostocacées.

En l'absence d'études précises, nous nous contenterons de dire que les gonimies des Peltigéracées sont des Cyanophycées au voisinage des *Nostoc* : nous ne parlons ici que des Cyanophycées vivant dans la couche gonidiale des Peltigéracées ou contractant avec les Champignons des Peltigéracées des unions intimes avec ou sans formation de céphalodies, et non des Cyanophycées qui constituent en partie la flore épiphyte des Peltigéracées ou qui ne contractent avec elles que des associations exceptionnelles.

Nous avons fait l'étude cytologique des Cyanophycées de divers *Peltigera* et *Nephromium* et des céphalodies des *Peltidea* et du *Solorina saccata.* La structure de ces gonimies soulève les mêmes problèmes que celle des Cyanophycées

autonomes. On sait qu'on a discuté longtemps sur la question de savoir si les Cyanophycées ont ou n'ont pas de noyau ; on s'entend généralement aujourd'hui, surtout depuis les travaux de Guilliermond (1906), pour dire qu'elles n'ont pas un noyau identique à celui de la plupart des êtres vivants, mais qu'elles possèdent l'équivalent d'un noyau sous la forme d'un appareil chromatique connu sous le nom de corps central, qui marque la place qu'il occupe dans la cellule, ou sous ceux de chromidium, appareil chromidial, qui indiquent la ressemblance que certains auteurs lui reconnaissent avec le chromidium des Protozoaires.

En 1894, Dangeard a déjà signalé que les gonidies bleues des Lichens possédaient la structure des Cyanophycées autonomes telle qu'elle était connue à cette époque. Massart, en 1901, a décrit l'existence d'un chromidium dans les gonimies du *Peltigera canina*. Depuis, nos connaissances sur la constitution des Cyanophycées libres se sont enrichies de nombreux détails ; nous allons montrer qu'ils se retrouvent dans la constitution des gonidies bleues des Peltigéracées.

§ 1. — CYANOPHYCÉES DES *PELTIGERA*.

Nous les avons étudiées chez les *Peltigera canina, rufescens, horizontalis, polydactyla.* Elles se présentent sous la forme d'organismes unicellulaires arrondis, disposés en petits groupes, par colonies de cellules, parmi les hyphes de la couche gonidiale (Pl. IX, fig. 6 à 13). Chaque colonie forme un massif dont les divers individus sont plongés dans une masse gélatineuse. Rarement les cellules d'une même colonie affectent la disposition en files, en courts chapelets sinueux ; nous avons cependant trouvé cet aspect quelquefois chez le *Peltigera rufescens.* Chaque cellule est bleu verdâtre ; le pigment qu'elle contient paraît être diffus dans le cytoplasme ; nos préparations ne nous ont montré aucun granule susceptible de le supporter, rien qui ressemble aux cyanoplastes de Kohl (1903). Les gonimies paraissent donc dépourvues de chromoplastes. Chacune d'elles atteint 7 μ chez le *Peltigera canina*, un peu plus (7-9 μ) chez le *Peltigera horizontalis* ; elles

sont un peu plus petites (6 à 8 μ) chez le *Peltigera rufescens*, plus petites encore (5-7 μ) chez le *Peltigera polydactyla*.

Les colorants nucléaires usuels, en particulier l'hématoxyline et le bleu polychrome, mettent en évidence, au centre de la cellule, un appareil chromatique spécial, formé de cordons chromatiques ordinairement granuleux, qui tantôt occupent une partie importante de la cellule, tantôt se ramassent en son centre. Il correspond au chromidium des Cyanophycées autonomes. Lors de la division de la cellule, les filaments de ce chromidium se partagent en deux groupes, réunis quelque temps par un filet chromatique mince, bientôt séparés par la formation d'une cloison cellulaire.

Dans le protoplasme périphérique de la cellule, on observe des grains, souvent nombreux, que l'hématoxyline colore faiblement, mais que le bleu polychrome colore d'une manière plus intense, surtout à leur périphérie. Ils correspondent aux grains de cyanophycine des Cyanophycées libres. Dans les Cyanophycées des *Peltigera*, le bleu polychrome leur communique parfois une légère métachromasie et les teint en rose.

Le même réactif colore en rouge intense des corpuscules métachromatiques qui occupent la partie centrale de la cellule.

Parmi eux nous avons trouvé, chez le *Peltigera rufescens* une sphérule de grande taille, également métachromatique vis-à-vis du bleu polychrome, qui, par ses dimensions, sa position et sa coloration par le bleu polychrome, paraît répondre au corps nucléoliforme des Cyanophycées vivant en liberté (Pl. IX, fig. 13).

Un chromidium, un corps nucléoliforme, des grains de cyanophycine, des corpuscules métachromatiques, telles sont donc les diverses formations figurées que nous avons rencontrées dans la cellule des Cyanophycées chez les *Peltigera*.

§ 2. — CYANOPHYCÉES DES *NEPHROMIUM*.

Chez les divers *Nephromium* que nous avons étudiés, la structure des gonimies est analogue à celle des gonimies des *Peltigera*. La couche gonidiale renferme des cellules arrondies

(Pl. IX, fig. 14 à 18), ayant en moyenne de 3,5 μ de long sur 3 μ de large chez le *Nephromium lævigatum*, de 6 à 8 μ de diamètre chez le *Nephromium resupinatum*, et qui atteignent 4,5 μ sur 9 μ chez le *Nephromium parile*. Elles sont disposées en glomérules parfois assez éloignés les uns des autres, particulièrement chez le *Nephromium parile*.

Le chromidium, généralement très développé, occupe la majeure partie de la cellule de l'Algue. Des conditions d'observation favorables nous ont permis d'y reconnaître la présence d'un réseau achromatique sur la trame duquel sont disposés des granules chromatiques nombreux.

L'hématoxyline colore quelquefois dans les mailles du réseau un ou deux gros corpuscules sphériques, entourés chacun d'une auréole claire ; nous les assimilons à des corps nucléoliformes (Pl. IX, fig. 17).

Quelques grains de cyanophycine sont visibles dans le cytoplasme cortical (Pl. IX, fig. 16). Ils sont peut-être plus nombreux dans les gonimies des sorédies du *Nephromium parile* que dans celles de la couche gonidiale de la même espèce.

Enfin, dans des préparations colorées au bleu polychrome après fixation au Bouin-Maire, on observe des corpuscules métachromatiques sous la forme de gros grains distribués parmi les filaments du chromidium, dans la partie centrale de la cellule (Pl. IX, fig. 14, 18). Dans quelques cas, on trouve en outre des corpuscules métachromatiques très nombreux et très petits dans le protoplasme périphérique qui lui-même présente une teinte rougeâtre ; les gros corpuscules de la partie centrale sont alors plus rares. Il arrive qu'ils disparaissent complètement : le cytoplasme tout entier est rougeâtre et renferme de fines granulations métachromatiques répandues partout.

§ 3. — CYANOPHYCÉES DES *SOLORINA* ET DES *PELTIDEA*.

Les Cyanophycées des céphalodies du *Solorina saccata* (Pl. IX, fig. 19) et des *Peltidea aphthosa* (Pl. IX, fig. 20) et *venosa* (Pl. IX, fig. 21) ont la même structure que les pré-

cédentes : elles montrent un chromidium, un corps nucléoliforme, des grains de cyanophycine, des corpuscules métachromatiques.

Nous retrouvons donc dans les Cyanophycées des Peltigéracées la structure cytologique des Cyanophycées libres telle qu'elle nous est connue surtout depuis le travail de Guilliermond (1906). Cette identité de structure, qui se poursuit jusque dans les détails les plus infimes de leur organisation, nous est une preuve, s'il en est encore besoin, en faveur de la nature algologique des gonidies des Lichens.

TROISIÈME PARTIE

LE COMPLEXE ALGO-FONGIQUE

Nous avons, dans les deux premières parties de ce travail, étudié séparément les deux éléments qui constituent les Lichens de la famille des Peltigéracées, les hyphes auxquels nous avons reconnu les caractères de Champignons, les cellules colorées en vert que nous avons rapportées à des Algues, Chlorophycées ou Cyanophycées.

Nous avons maintenant à rechercher les rapports que présentent entre eux ces deux constituants de Lichens, les relations grâce auxquelles le complexe algo-fongique présente une individualité propre, assez marquée pour que, longtemps, on ait considéré les Lichens comme des organismes simples au même titre que les Algues, les Mousses et les Hépatiques.

C'est en effet une idée relativement récente que celle de la nature double des Lichens. Rappelons seulement que plaident en sa faveur des arguments fondés sur la ressemblance des Algues et des gonidies d'une part, des Champignons et des hyphes des Lichens d'autre part (de Bary, 1866 ; Schwendener, 1867, 1869 ; Bornet, 1873, 1874 ; Dangeard, 1894), sur la possibilité de la vie autonome des gonidies (Baranetsky, 1867; Famintzin et Baranetsky, 1868; Itsigsohn, 1868 ; Beijerinck, 1890 ; Chodat, 1913) et des hyphes (Mœller, 1887), enfin sur l'observation directe de débuts d'associations algo-fongiques, dans la nature ou dans des cultures synthétiques (Rees, 1871; Treub, 1873 ; Stahl, 1877 ; Borzi, 1886; Bonnier, 1886, 1889). Grâce à cet ensemble de travaux, la théorie de la dualité des Lichens, ou théorie schwendénérienne, a triomphé des résistances qu'elle a rencontrées,

surtout de la part des lichénologues systématiciens, et, parmi les biologistes tout au moins, l'exemple des Lichens est aujourd'hui considéré comme l'un des cas les plus typiques de symbiose.

Sur la valeur de la symbiose lichénique, la nature des échanges de ses deux constituants et des actions réciproques qu'ils exercent l'un sur l'autre dans un Lichen déjà formé et lors de son origine, sur l'origine des premiers Lichens dans les temps passés, nous sommes généralement peu renseignés.

Nous nous proposons, dans cette dernière partie, de répondre à quelques-unes de ces questions en faisant connaître les rapports que nous avons observés chez les Algues et les Champignons des Peltigéracées et les idées que l'étude de ces Lichens nous a suggérées relativement à la nature et à l'origine du complexe algo-fongique en général, du complexe réalisé chez les Peltigéracées en particulier.

Les rapports des Algues et des Champignons des Lichens peuvent être étudiés à plusieurs points de vue.

Sur les échanges alimentaires entre les deux constituants des Lichens, nous ne savons rien ; la théorie généralement admise, d'après laquelle l'Algue fournit du carbone au Champignon qui lui donne en échange de l'eau, des sels et un abri, est une théorie simpliste à laquelle manque encore le contrôle de l'expérience.

Plus immédiatement accessible est le point de vue morphologique. On a décrit chez divers Lichens des unions très intimes entre les filaments mycéliens et les cellules des Algues, la présence de digitations du mycélium enserrant ces dernières, la pénétration de suçoirs envoyés par le Champignon à travers la membrane et jusque dans le protoplasme des Algues (Bornet, 1873). Aucune de ces manifestations morphologiques, qui dénotent peut-être des degrés divers dans la symbiose ou une perfection plus ou moins grande de l'exploitation de l'Algue par le Champignon, ne se réalise chez les Peltigéracées. Entre les cellules vertes de la couche gonidiale circulent les ramifications nombreuses des hyphes mycéliens. La paroi de ces derniers est mince et permet des échanges osmotiques aisés entre leur contenu et celui des Algues contiguës.

L'origine et les premiers développements des Lichens de la famille des Peltigéracées n'ont pas été étudiés par nous. Nous savons seulement qu'au moment de la formation des ascospores les Champignons se libèrent de la présence des Algues. Les apothécies sont généralement exemptes de gonidies, ou au moins n'en renferment qu'une petite quantité. Ces gonidies restent d'ailleurs dans les tissus des apothécies et ne sont pas mises en liberté avec les ascospores. Celles-ci doivent donc germer en l'absence de gonidies et effectuer leurs tout premiers développements, comme le feraient les ascospores d'Ascomycètes autonomes.

La nécessité de la rencontre, par le Champignon d'une Peltigéracée, d'une Algue convenable rend incertaine la formation de nouveaux thalles et, vraisemblablement, la majeure partie des jeunes mycéliums des Peltigéracées meurent sans postérité, faute d'avoir rencontré sur leur chemin l'Algue ou les Algues nécessaires à la formation d'un nouveau Lichen.

Mais les thalles de beaucoup de Peltigéracées possèdent un autre mode de reproduction, exempt de ce caractère aléatoire ; ils peuvent se reproduire sans interrompre la continuité de la symbiose; ils peuvent mettre en liberté des Lichens minuscules, comprenant chacun une cellule ou un petit nombre de cellules d'Algues entourées de quelques filaments mycéliens. L'ensemble constitue un glomérule connu sous le nom de sorédie.

Leur production est fréquente chez les Peltigéracées, particulièrement chez les *Peltigera* et les *Nephromium*. Nous avons spécialement étudié leur structure et leur mode de formation chez le *Nephromium parile*.

A l'endroit où vont se former des sorédies, on voit la surface du thalle se soulever. En coupe on reconnaît que ce soulèvement est dû au développement des éléments du Champignon qui, se multipliant abondamment au-dessus de la couche gonidiale, forment un tissu d'apparence plectenchymateuse (fig. 13, *a*).

Au-dessous des nouveaux éléments formés, les filaments intergonidiaux s'allongent, se multiplient, s'organisent en files séparant des glomérules de gonidies.

A la suite de cette active multiplication, et comme sous la poussée des éléments récemment formés, le cortex se rompt (fig. 13, *b*). La rupture se fait soit en une région très limitée, soit le plus souvent suivant une ligne plus ou moins étendue. Les hyphes intergonidiaux continuent à se multiplier, s'avancent vers le pertuis du cortex ; les gonidies progressent en même temps qu'eux, affectant une disposition en traînées parallèles aux hyphes qui les séparent (fig. 13, *b*).

Plus tard, après une période de multiplication intense de ses éléments, la couche gonidiale émise au dehors subit une

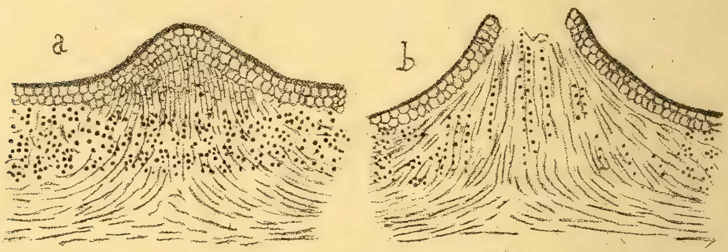


Fig. 13. — *Nephromium parile.* — Débuts de la formation des sorédies.

pulvérisation par suite de laquelle s'individualisent les sorédies (fig. 14 et Pl. XIII, fig. 6).

Chaque sorédie est formée d'un massif de cellules d'Algues plus petites que celles du thalle, en raison des divisions répétées qu'elles ont subies, réunies en une ou plusieurs colonies ; entre celles-ci circulent des hyphes aux cellules étroites, courtes, dont le protoplasme renferme un unique noyau et de nombreux corpuscules métachromatiques (Pl. X, fig. 3).

Chaque sorédie est sans doute capable de former un nouveau thalle ; celui-ci naît donc sans qu'il y ait d'intermittence dans la symbiose.

Il arrive souvent que la reproduction par ascospores disparaît et que la reproduction par sorédies devient le mode général de reproduction chez certaines espèces. C'est précisément le cas du *Nephromium parile* dont nous venons d'étudier le mode de formation des sorédies. Chez plusieurs

autres espèces, les régions du thalle sorédiées sont fréquemment, mais non toujours, dépourvues d'apothécies.

Par la formation de sorédies, les Peltigéracées peuvent

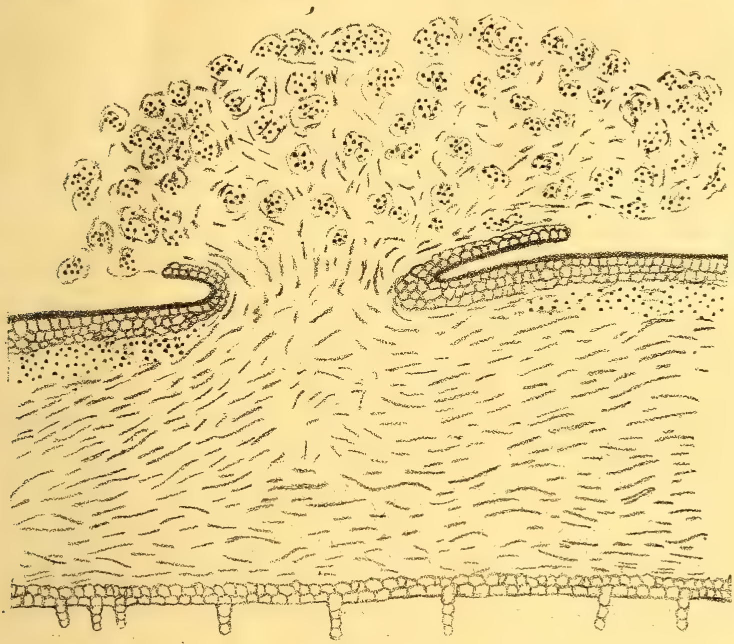


Fig. 14. — *Nephromium parile.* — Sorédies.

donc réaliser un état de symbiose non interrompue et échapper aux incertitudes qui s'attachent, par la discontinuité de la symbiose, à la reproduction au moyen d'ascospores.

Ayant ainsi établi les rapports morphologiques entre les Algues et les Champignons des Peltigéracées et la façon dont ils s'interrompent ou se continuent à l'origine des nouveaux thalles, nous avons à nous occuper de rapports d'un autre ordre entre les deux coopérateurs de l'association lichénique.

Fréquemment, quand deux êtres vivants sont à proximité l'un de l'autre, le fonctionnement de l'un retentit de quelque façon sur le fonctionnement de l'autre ; à plus forte raison, quand deux êtres sont unis dans une intime contiguïté, doit-on s'attendre à des réactions morphologiques de l'un sur l'autre. De telles réactions sont fréquentes dans les cas de parasitisme.

Il est inutile de rappeler longuement les déformations infligées par les parasites à leurs hôtes au point que la morphologie de ces derniers en soit complètement modifiée, les dégradations subies par les parasites eux-mêmes, en un mot tous les phénomènes connus sous les noms de réaction parasitaire, tubérisation, action cécidiogène, castration parasitaire, action morphogène des êtres vivants et qui donnent lieu aux productions désignées sous les noms de balais de sorcières, tubercules, galles, érinoses, cécidies, ou sous le nom général de biomorphoses.

De telles réactions morphologiques ont-elles lieu chez les Lichens et en particulier chez les Peltigéracées et quels sont, dans la morphologie du Champignon ou de l'Algue qui les constituent, les caractères qui leur sont imputables ? Nous avons mis à profit, pour étudier ces réactions morphologiques, des expériences toutes réalisées dans la nature, où des Algues sont mises en rapport avec les Champignons des Lichens dans des conditions qui ne sont pas les conditions ordinaires dont nous nous sommes occupés jusqu'ici. Nous étudierons à ce point de vue :

A. La formation de tubercules et de cortex supplémentaires à la face inférieure du thalle des *Peltigera* et des *Peltidea* ;

B. Certaines déviations au processus de formation de sorédies que nous avons décrit ;

C. La formation de ramifications foliolées du thalle ;

D. La production de céphalodies.

A. — Formation de tubercules et de cortex supplémentaires.

La première indication des phénomènes dont nous parlons en ce moment nous a été fournie par l'examen de certains exemplaires du *Peltigera horizontalis.*

Il arrive que, par suite de la croissance des hyphes de la médulle, quelques cellules d'Algue sont arrachées à la couche gonidiale et gisent parmi les filaments médullaires. Cela a lieu surtout sous les apothécies. L'entraînement des Algues par les hyphes est passif.

Au voisinage des gonidies qui arrivent tout près de la face inférieure du Lichen, les filaments médullaires acquièrent des caractères spéciaux : leurs cellules se multiplient, se

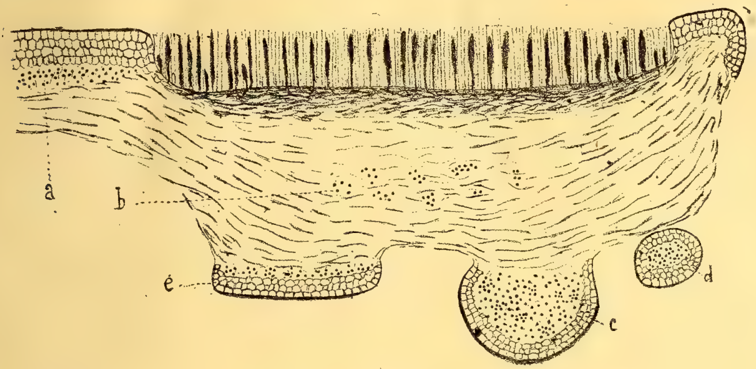


Fig. 15. — *Peltigera horizontalis.* — Tubercules et cortex supplémentaire : *a*, couche gonidiale ordinaire; *b*, gonidies entraînées dans la médulle ; *c*, *d*, tubercules, *d*, en coupe tangentielle ; *e*, cortex supplémentaire.

cloisonnent, se pressent les unes contre les autres, de manière à former sous les gonidies un tissu plectenchymateux qui ressemble au cortex de la face supérieure du Lichen (fig. 15, *e*).

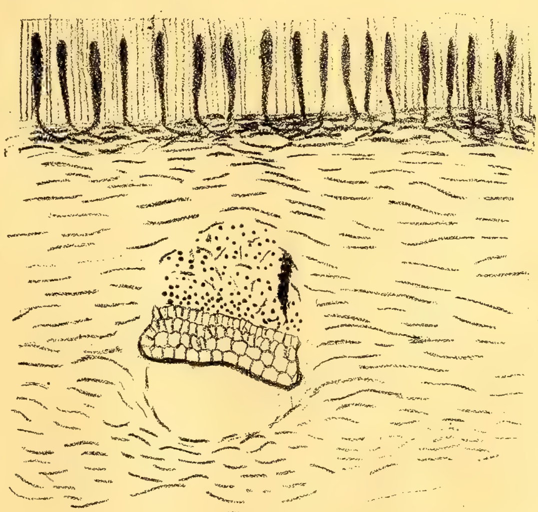


Fig. 16. — *Peltigera horizontalis.* — Cortex supplémentaire formé dans la médulle.

Parfois le phénomène se produit à l'intérieur même de la médulle, au contact des éléments au caractère spécial que nous avons signalés à sa face inférieure (fig. 16).

Le plectenchyme ainsi formé s'accroît sur les bords par la transformation de nouveaux filaments de la médulle, puis remonte au-dessus des gonidies elles-mêmes (fig. 15,

c et *d*, *d* en coupe tangentielle). Les gonidies se multiplient ainsi que les filaments du Champignon ; le tout forme un tubercule arrondi, de un millimètre de diamètre, retenu à la médulle par des filaments mycéliens (Pl. X, fig. 1).

Chaque tubercule, comme une sorédie géante, renferme tout ce qui est nécessaire pour former un Lichen nouveau ; cependant nous n'avons pas assisté à ce phénomène. La formation de tubercules apparaît, dans beaucoup de cas, comme le résultat du parasitisme ou de la symbiose, comme une réaction morphologique due à la présence d'un associé. Nos tubercules sont également le résultat d'une réaction morphologique présentée par le Champignon sous l'influence de l'Algue. La tubérisation tire ici nettement son origine de la symbiose.

Quand les gonidies parvenues à la face inférieure du Lichen sont nombreuses ou se sont beaucoup multipliées en surface, l'investissement de l'Algue par le Champignon ne se produit pas : il se fait seulement sous la couche de cellules d'Algue entraînées un tissu plectenchymateux, de même structure que l'enveloppe des tubercules et semblable au cortex (fig. 15, *e*).

C'est un véritable cortex qui se forme ainsi à la face inférieure du Lichen sous l'influence de l'Algue symbiotique. Le thalle du *Peltigera horizontalis*, qui normalement ne possède qu'un seul cortex et une seule couche gonidiale, prend alors, dans des régions limitées, une structure différente : il possède, de part et d'autre d'une couche médullaire, un cortex et une couche gonidiale.

Des phénomènes semblables se produisent également chez le *Peltigera rufescens*.

La littérature lichénologique nous offre d'ailleurs l'indication de plusieurs cas analogues, sinon identiques.

C'est ainsi que la formation d'un cortex inférieur plus ou moins étendu chez nos *Peltigera* rappelle celle qui a été observée par Bitter (1904) chez le *Peltigera malacea* ; Bitter attribue également sa production à la présence d'îlots de gonidies. Elle rappelle aussi la naissance des écailles de la face supérieure du *Peltigera lepidophora* (Bitter, 1904). Bitter,

puis Linkola (1913), qui ont étudié ces écailles, y ont constaté la présence de gonidies, qui sont celles du *Peltigera lepidophora* lui-même, surmontées d'une couche paraplectenchymateuse analogue à un cortex.

Enfin les tubercules et les cortex supplémentaires chez le *Peltigera horizontalis* et le *Peltigera rufescens* sont encore comparables aux productions que Fünfstück (1884) a décrites sous les apothécies du *Peltidea aphthosa* et que nous-mêmes avons retrouvées chez la même espèce.

Chez le *Peltidea aphthosa,* il n'est pas rare que des gonidies vertes soient répandues dans la médulle sous-apothéciale (fig. 17, *a*). Quand elles forment un massif étendu près de la

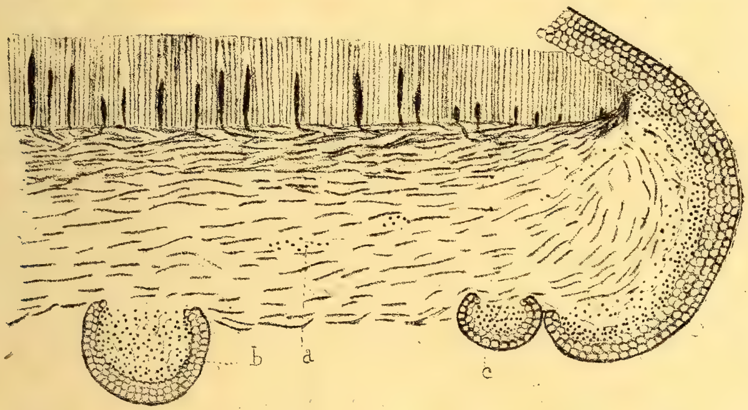


Fig. 17. — *Peltidea aphthosa.* — Tubercules.

face inférieure de la médulle, il se fait une véritable couche gonidiale avec un cortex adjacent; sinon le cortex est limité au massif d'Algues proche de la surface, et un tubercule prend naissance (fig. 17, *b*, *c*). Les hyphes médullaires tout à fait inférieurs, qui sont épaissis comme nous l'avons vu plus haut, ne prennent pas part à la formation du cortex inférieur. Quant aux filaments mycéliens qui circulent entre les gonidies, ils sont plus étroits que ceux qui constituent la médulle adjacente. Les Algues sont plus denses au contact du cortex inférieur qu'à quelque distance. Le cortex lui-même a les caractères du cortex ordinaire de la face supérieure ; ses cellules sont isodiamétriques, uninucléées ; à la périphérie, les cellules sont aplaties, plongées dans une couche amorphe (Pl. X, fig. 2).

Notons comme différence de ces formations avec celles que nous ont offertes les *Peltigera horizontalis* et *rufescens* que ce sont, dans le cas du *Peltidea aphthosa*, des gonidies vertes qui sont la cause des modifications présentées par les hyphes voisins : elles possèdent une action biomorphogène aussi considérable que les Algues Cyanophycées.

B. — Déviations dans la formation des sorédies.

Quand nous avons décrit la formation des sorédies du *Nephromium parile*, nous avons envisagé le cas général où tous les éléments de la couche gonidiale expulsée du thalle, et faisant irruption par la brisure du cortex, se dissocient en une multitude de sorédies de petite taille. Il n'en est pas toujours ainsi; on n'observe pas toujours une pulvérisation de la couche gonidiale; une partie seulement peut subir la transformation en sorédies, alors que l'autre peut continuer à former un tissu mixte d'Algues et d'hyphes, constituant une masse non interrompue. Parfois aucune pulvérisation ne se produit; la couche gonidiale ne se transforme pas en sorédies. Tous les intermédiaires peuvent se trouver entre ces cas extrêmes, formation de sorédies aux dépens de la masse éruptive qui tire son origine de la couche gonidiale, absence totale de séparation des sorédies. Quelle va être, dans ces divers cas, la destinée de la masse qui a fait irruption à travers la couche corticale du Lichen et comment, dans cet ensemble de formations gonidiales et fongiques, va se manifester l'action morphogène des gonidies?

Au lieu d'observer l'émiettement de la couche gonidiale en sorédies de petites dimensions, il est assez fréquent de voir les glomérules formés d'hyphes et de colonies d'Algues rester réunis, constituant des sortes de sorédies géantes : une couche corticale commune à tous ces glomérules se forme alors autour d'eux (Pl. X, fig. 4).

D'autres fois, alors que les hyphes et les gonidies ont pris une disposition en éventail, les bords de la masse sorédiale se présentent sous l'aspect de festons dont chacune des convexités est recouverte d'une calotte de plectenchyme (fig. 18).

Parfois de telles formations prennent naissance avant l'individualisation de festons (fig. 19, *a*, *b*). Parfois des lames

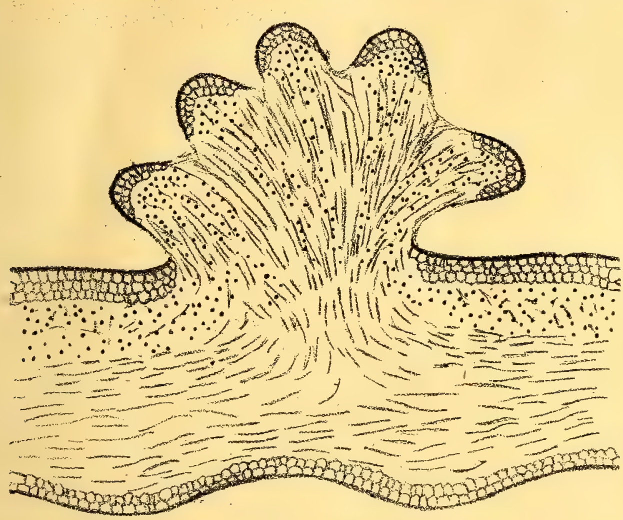


Fig. 18. — *Nephromium parile.* — Calottes plectenchymateuses.

entières de couche gonidiale font irruption, restent indivises. On observe alors à la face supérieure de chacune d'elles la production d'un cortex étendu, pendant que les hyphes de la

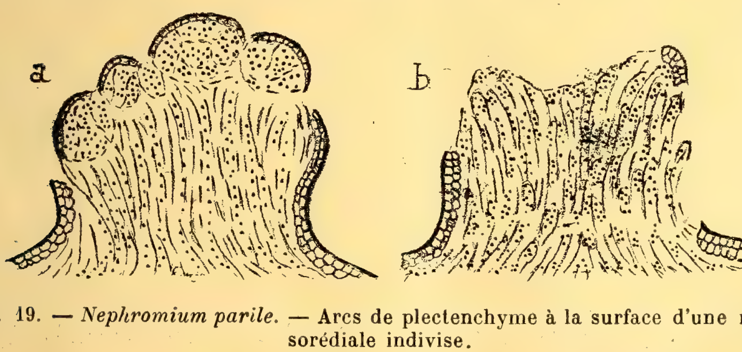


Fig. 19. — *Nephromium parile.* — Arcs de plectenchyme à la surface d'une masse sorédiale indivise.

face inférieure s'organisent en un paraplectenchyme comme dans le thalle ordinaire (fig. 20).

Toutefois, si les gonidies sont particulièrement abondantes, il n'est pas rare de voir se faire, de part et d'autre de la couche gonidiale éruptive, un cortex ayant les caractères d'un cortex ordinaire.

Dans tous ces phénomènes, on constate une action morphogène des gonidies sur les hyphes du Champignon qui les avoisinent, conduisant à la formation de tissus plectenchymateux dont l'importance varie d'un mince cortex enveloppant une sorédie de grande taille et d'une simple calotte

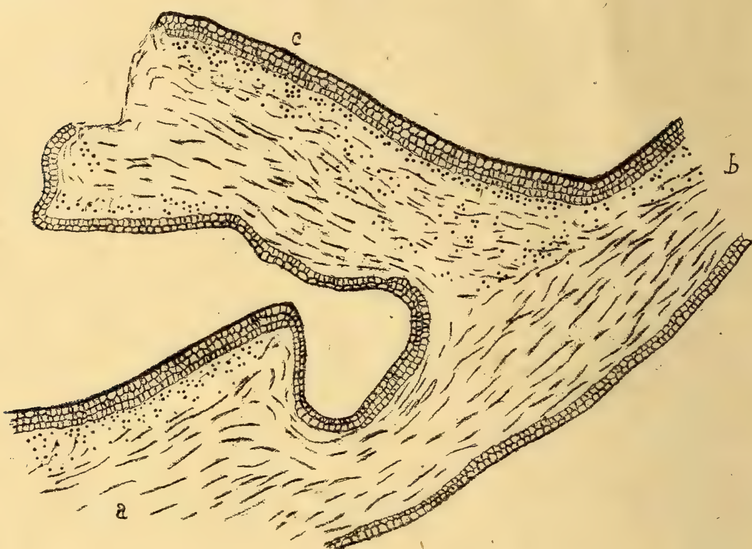


Fig. 20. — *Nephromium parile.* — Lame de couche gonidiale restée indivise et ayant complètement acquis les caractères d'un thalle ordinaire.

recouvrant le sommet d'un feston sorédial à un cortex entier faisant partie d'un ensemble de formations équivalent à un fragment de thalle ordinaire, et même à un double cortex situé de part et d'autre d'une couche gonidiale.

C. — Étude des variétés foliolées des Peltigéracées.

Beaucoup de Peltigéracées possèdent des variétés foliolées. Le thalle apparaît en certains points couvert de petites folioles, de frisures, d'écailles. Leur structure ne diffère pas essentiellement de celle étudiée à la fin du paragraphe précédent, dans ces formations où la masse sorédiale forme une lame massive dans laquelle les gonidies ont déterminé la production sur sa face supérieure, voire sur ses deux faces, d'un cortex identique à celui du thalle. Ici aussi nous avons, sur une face

ou sur les deux faces, production d'une couche corticale

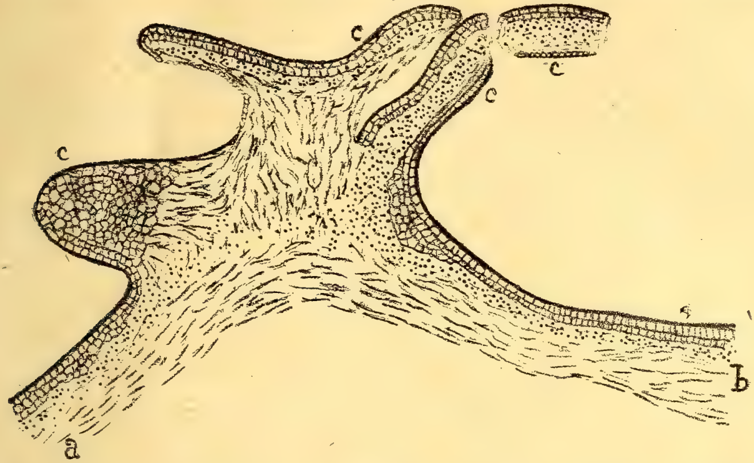


Fig. 21. — *Peltigera horizontalis.* — Folioles : *ab*, thalle ordinaire ; *c*, folioles.

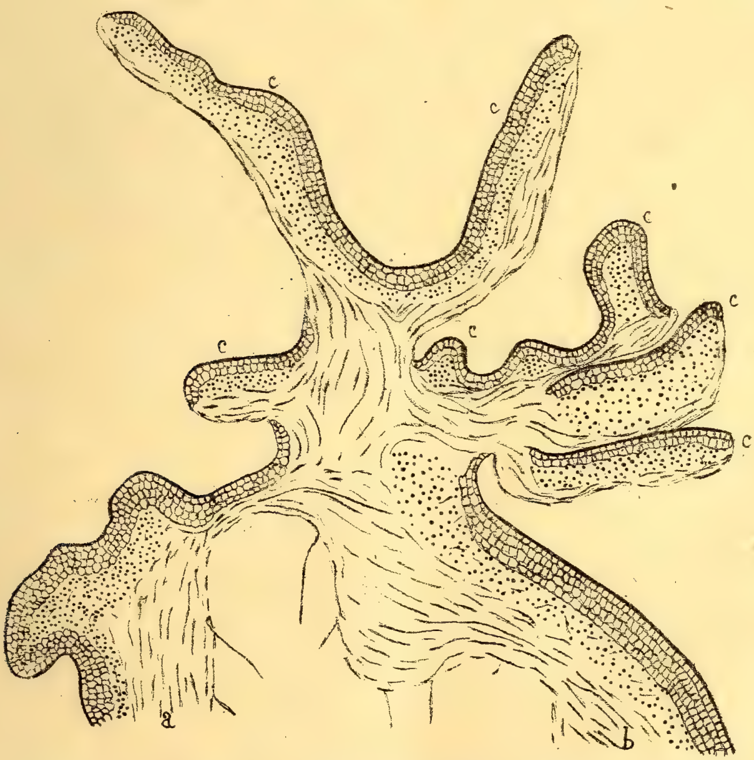


Fig. 22. — *Peltigera canina.* — Folioles : *ab*, thalle ordinaire ; *c*, folioles.

(fig. 21 et 22). La production des folioles nous paraît être

reliée à la formation des sorédies normales par tous les intermédiaires que nous avons étudiés dans les pages précédentes sous le titre : *Déviations de la formation des sorédies*. Le même phénomène aboutit à la formation d'une poussière sorédiale dans certains cas, ailleurs à la production de folioles ayant chacune la structure d'un thalle à un ou deux cortex. Comme précédemment, la production de ces derniers doit être considérée comme le résultat de l'action morphogène des gonidies.

D. — Céphalodies.

Dans les pages qui précèdent, nous avons étudié dans un certain nombre de cas l'action morphogène exercée sur les hyphes des Peltigéracées par l'Algue même qui habite leur couche gonidiale. Nous abordons maintenant l'étude de biomorphoses différentes, dues à l'action sur les hyphes des Peltigéracées d'une Algue différente de celle qui prend part à la constitution de la couche gonidiale, d'une Algue étrangère au Lichen ou au moins d'une Algue venue du dehors. Les céphalodies nous offrent des biomorphoses de ce genre.

On désigne sous le nom de céphalodies des excroissances du thalle des Lichens placées sur la face supérieure (céphalodies épithallines), ou sous la face inférieure (céphalodies infrathallines) et plus rarement des massifs situés au sein de la médulle (céphalodies endogènes). Elles résultent de l'union des filaments d'un Lichen avec une Algue étrangère à sa couche gonidiale.

Ces formations sont très répandues dans la famille des Peltigéracées ; nous les avons étudiées chez le *Solorina saccata*, le *Peltidea aphthosa* et le *Peltidea venosa*.

A la face inférieure du thalle du *Solorina saccata*, elles se présentent sous la forme de corps arrondis, visibles à l'œil nu, pouvant atteindre 165 μ de longueur sur 75 μ d'épaisseur ; ils sont formés de filaments mycéliens, qui sont ceux du *Solorina saccata* lui-même, et de cellules d'une Algue différente de la Chlorophycée de la couche gonidiale, d'une Algue Cyanophycée (Pl. IX, fig. 19).

Celle-ci vient de l'extérieur ; amenée par une cause quel-

conque au voisinage des hyphes inférieurs de la médulle du *Solorina,* elle a provoqué chez eux des modifications portant essentiellement sur leur développement, rendu plus actif, et sur la taille de leurs cellules, devenues plus courtes et isodiamétriques (Pl. XI, fig. 3, à droite).

Les Algues et les hyphes se multipliant beaucoup, il se produit un massif dense, formé de cellules d'Algues et de cellules de Champignon pressées les unes contre les autres, au protoplasme pourvu d'un noyau unique et de corpuscules métachromatiques. La périphérie du massif est occupée par une couche continue de cellules de Champignon (Pl. XI, fig. 1). Le massif entier est une céphalodie. Ces céphalodies constituent des tubercules (Pl. XIII, fig. 5) rappelant un peu ceux que nous venons de décrire chez les *Peltigera horizontalis* et *rufescens* ; cependant chez ces derniers l'Algue était celle de la couche gonidiale ; ici, c'est une Algue venue du dehors.

Toute Algue venue du dehors ne provoque pas chez le *Solorina saccata* la formation de céphalodies ; la figure 3 (Pl. XI) montre une céphalodie encore jeune, auprès de laquelle des Cyanophycées différentes de celles qu'elle renferme paraissent ne causer aucune réaction morphologique de la part du Champignon.

Peu différentes des précédentes sont les céphalodies du *Peltidea venosa.* Il en est d'épithallines, d'après Forsell et Bitter (1909), mais nous n'en avons pas rencontré ; nous avons observé les seules céphalodies de la face inférieure, décrites autrefois par Nylander (1866).

On les trouve sous la forme de tubercules noirs, de 250 μ de diamètre, situés à la face inférieure de la médulle; cependant les filaments aux parois épaisses qui occupent le bord de la médulle ne prennent pas part à leur formation et restent au-dessous d'elles. Chacune est constituée par un plectenchyme superficiel ressemblant au cortex du thalle ; ses cellules sont arrondies, uninucléées, aux parois épaissies ; une couche amorphe peu épaisse recouvre les cellules externes ; leur protoplasme, formé de trabécules lâches pourvus de nombreuses granulations chromatiques, renferme un noyau, rarement

deux. Ce plectenchyme recouvre un massif d'Algues et de cellules incolores. Les premières ont la structure ordinaire des Nostocacées ; assez souvent elles sont disposées en files. Entre elles circulent des hyphes ramifiés, aux cellules courtes, presque isodiamétriques, uninucléées, qui se relient en certains points aux cellules corticales (Pl. XI, fig. 2).

Les tubercules que constituent les céphalodies se montrent donc, on le voit par ces deux exemples, formés d'un plectenchyme périphérique entourant une couche gonidiale dans laquelle les cellules du Champignon sont plus ou moins serrées. Les tissus qui prennent part à leur constitution ne diffèrent pas essentiellement de ceux qu'on trouve dans le thalle ordinaire, non plus que de ceux offerts par les tubercules dont nous avons étudié la structure chez plusieurs *Peltigera* et *Peltidea*. La formation de ces derniers s'est montrée à nous comme un phénomène de biomorphose ; c'est également comme des exemples de biomorphogenèse que se présentent les céphalodies.

Nous avons vu déjà, en étudiant les premiers débuts de la formation des céphalodies du *Solorina saccata*, le rôle morphogène de leurs gonimies ; l'étude du développement des céphalodies du *Peltidea aphthosa* que nous avons refaite après Babikoff (1878) va nous fournir un nouvel exemple de l'action d'une Algue sur la morphogenèse des hyphes avoisinants.

Il s'agit, cette fois, de céphalodies épithallines. On sait sous quel aspect elles se présentent. Serrées les unes contre les autres, elles forment à la surface du thalle des groupes nombreux sous lesquels peuvent s'abriter des parasites (Moreau et Mme Moreau, 1917). Bien connues depuis Acharius, Schwendener, régulièrement présentes à la face supérieure du thalle du *Peltidea aphthosa*, elles constituent des amas dans lesquels les lichénologues systématiciens voient un caractère d'une grande constance qu'ils utilisent dans la diagnose de l'espèce à laquelle ils ont valu son nom.

Conformément à la description de Babikoff, une Algue bleue, une Nostocacée ou un petit groupe de Nostocacées, est apporté au hasard des circonstances sur la face supérieure du thalle du *Peltidea aphthosa* et peut être retenu par les poils

qui recouvrent, ainsi que nous l'avons vu, les parties jeunes du cortex. La présence de ces Algues est le signal du réveil de l'activité du cortex du *Peltidea.* Sous leur influence, les cellules corticales sont l'objet d'un développement actif ; elles s'allongent en poils qui viennent s'appliquer contre les Algues bleues, les entourent, les enserrent (Pl. XII, fig. 1), formant autour d'elles un massif compact (Pl. XII, fig. 2). La croissance ultérieure des Algues et des hyphes mycéliens conduit à la formation d'un massif arrondi et aplati : sous un paraplectenchyme aux cellules un peu moins grandes que celles du cortex ordinaire, pourvues d'un, parfois de deux noyaux, montrant des communications protoplasmiques, il renferme des cellules d'Algues bleues plongées dans un tissu serré, d'apparence plectenchymateuse, de cellules aux parois minces et au protoplasme uninucléé (Pl. XII, fig. 3 et 4).

La céphalodie, étant patelliforme, possède un cortex supérieur et un cortex inférieur. Le premier est formé de cellules à parois épaisses, surtout près de la surface où les cellules, plongées dans une masse amorphe, sont aplaties parallèlement à la surface de la céphalodie (Pl. XII, fig. 3). Le cortex de la face inférieure est fait de cellules toutes approximativement isodiamétriques, sans couche amorphe épaisse, sans cellules aplaties. Aux bords de la céphalodie, les deux cortex passent insensiblement l'un à l'autre (Pl. XII, fig. 4). Le cortex inférieur reste longtemps en relation avec le thalle sur lequel il repose. Les cellules du thalle se sont elles-mêmes modifiées jusqu'à une profondeur notable : les cellules corticales, les hyphes de la couche gonidiale se sont transformés en hyphes de calibre assez grand, souvent à deux noyaux, pourvus de corpuscules métachromatiques, et qui réunissent longtemps la céphalodie au reste du thalle (fig. 23). On peut observer, à quelque distance au-dessous de la céphalodie, des passages entre le cortex resté inaltéré et les hyphes complètement modifiés (Pl. XII, fig. 5).

On voit donc quelles transformations profondes provoque dans la structure d'un Lichen l'arrivée d'une Algue étrangère ; les céphalodies du *Peltidea aphthosa* doivent à leur situation épithalline de nécessiter, pour se former, des pertur-

bations importantes dans la structure du Lichen : réveil de tissus paraissant plongés dans une quasi inactivité, destination nouvelle pour des éléments remplissant déjà une fonction déterminée, leur adaptation aux fonctions nouvelles auxquelles ils sont affectés, le retour à l'état filamenteux

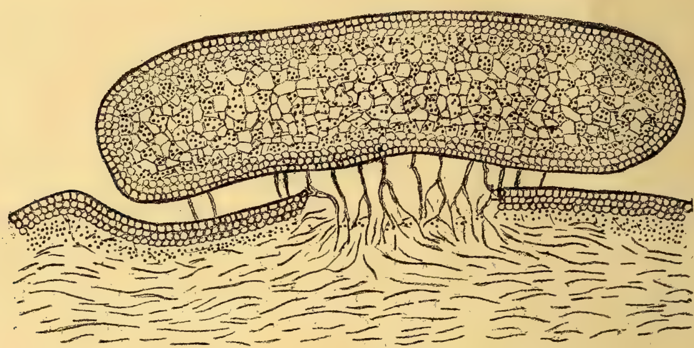


Fig. 23. — *Peltidea aphthosa.* — Schéma d'une céphalodie âgée.

d'éléments déjà organisés en plectenchyme, désorganisation du plan ancien et réorganisation suivant un modèle nouveau, toutes ces transformations font de la naissance des céphalodies du *Peltidea aphthosa* un des plus beaux cas de biomorphogenèse provoquée chez un Champignon par une Algue.

Phénomène de biomorphogenèse, telle est la conclusion générale des divers paragraphes où nous venons d'étudier la façon dont se comportent, dans divers cas, les filaments de Champignon des Peltigéracées quand ils sont mis en présence de cellules d'Algues, soit des Algues qui leur sont généralement associées dans la couche gonidiale, soit d'Algues venues du dehors. Passons rapidement en revue ces divers cas pour en dégager les conséquences communes à tous.

Dans la formation des céphalodies, nous avons vu une Algue étrangère au Lichen, déposée sur sa surface, provoquer le développement des cellules de son Champignon, entrer en union avec ce dernier et former avec lui un tubercule particulier. La biomorphogenèse est évidente.

C'est par un phénomène bien semblable que prennent naissance les tubercules des *Peltigera horizontalis* et *rufescens* et du *Peltidea aphthosa*, non plus sous l'action d'une Algue étrangère, mais sous l'influence de l'Algue même de la couche gonidiale. Ces tubercules sont, comme les céphalodies, des biomorphoses. Biomorphoses encore, les cortex supplémentaires qui, dans les mêmes espèces, accompagnent ces tubercules, dont ils ne diffèrent que par leur grande étendue. Il est remarquable que ces cortex contigus à une véritable couche gonidiale ressemblent au cortex ordinaire de la face supérieure du thalle, accompagné de sa couche gonidiale. En présence de cette identité de structure, ne sommes-nous pas en droit de conclure que le cortex ordinaire des Peltigéracées avec la couche gonidiale sous-jacente sont également des biomorphoses ?

Nous avons vu, d'autre part, la masse sorédiale, au lieu de se pulvériser en sorédies, former sur ses bords des productions plectenchymateuses semblables à des cortex, recouvrant des couches gonidiales. Après ce que nous avons dit de l'action des gonidies sur les hyphes adjacents, les calottes plectenchymateuses, les couches étendues de plectenchyme ne paraissent-elles pas formées sous l'influence des gonidies qu'elles recouvrent ?

Or, nous avons vu les mêmes masses sorédiales sortir de la fente du cortex, s'étendre en lames thalliformes et acquérir à leur face supérieure un cortex surmontant une couche gonidiale. N'avons-nous pas là encore un phénomène de biomorphose ?

Mais qu'est-ce que cette formation de lames thallines aux dépens d'éléments empruntés à la couche gonidiale, sinon le même phénomène qui donne lieu à la formation de crispures, de folioles, d'écailles auxquelles certains thalles doivent un aspect si particulier, et qui, formées d'un cortex, d'une couche gonidiale et d'une médulle, sont sans aucune difficulté assimilées à des ramifications particulières du thalle ordinaire.

Dès lors, la couche corticale ordinaire n'apparaît-elle pas comme formée sous l'action des Algues de la couche gonidiale, et les caractères spéciaux qu'elle présente, et qui sont

ceux des plectenchymes dont nous décrivions tout à l'heure la naissance comme une conséquence de l'action des Algues avoisinantes, ne lui sont-ils pas imposés par le voisinage de cette couche gonidiale? La couche gonidiale elle-même, avec ses hyphes à parois minces, tout comme les hyphes qui entourent les gonidies dans les biomorphoses précédentes, ne doit-elle pas également ses caractères à la présence des Algues qu'elle renferme?

S'il en est ainsi, nous sommes amenés à admettre que les caractères les plus typiques de l'organisation des Peltigéracées sont sous la dépendance de phénomènes de biomorphogenèse, sont le résultat de l'action morphogène de l'Algue sur le Champignon qui lui est associé.

Le thalle des Peltigéracées nous apparaît, à la lumière de cette théorie, comme comparable à ces plantes auxquelles la présence d'un parasite a infligé des déformations profondes, comme l'équivalent d'une galle, et nous paraît réaliser un exemple typique de biomorphose étendue.

Nous verrons bientôt, dans nos conclusions à cette étude des Peltigéracées, à tirer de cette manière de voir toutes les conséquences qu'elle comporte dans la façon de concevoir la nature du complexe algo-fongique en général ; nous verrons à généraliser la notion de biomorphose fondée sur l'étude des Peltigéracées et à l'étendre à un certain nombre de Lichens, sinon à tous. Nous renfermant encore dans les limites d'une étude des seules Peltigéracées, examinons quelques conséquences que la manière de voir que nous venons d'exposer entraîne dans la conception de l'organisation de ces Lichens et dans l'appréciation de leurs divers caractères.

S'il est vrai qu'une Peltigéracée est une biomorphose, c'est-à-dire le résultat de la transformation par un être vivant, une Algue, des caractères d'un autre être vivant, un Champignon, les traits divers de l'organisation de ce dernier doivent résulter de la superposition de deux sortes de caractères : ceux antérieurs à l'action biomorphogénique et ceux imposés par elle, les caractères anciens que possédaient les ancêtres autonomes des Champignons de ces Lichens et les caractères secondaires et récemment acquis infligés par l'état

de symbiose. Si nous sommes capables de les distinguer les uns des autres, nous pourrons nous faire une idée de ce qu'étaient les ancêtres autonomes des Champignons des Peltigéracées, nous pourrons fixer leur place dans la classification générale des êtres vivants et tracer les grandes lignes suivant lesquelles les Champignons des Peltigéracées ont évolué dans l'état de symbiose. C'est à cette recherche que nous consacrerons les dernières pages de ce chapitre.

Nous distinguerons dans l'organisation des Peltigéracées deux groupes de caractères, ceux qui sont en rapport avec la symbiose et ceux qui paraissent indépendants de la symbiose.

Au premier groupe se rattachent, en tout premier lieu, les caractères des tissus par lesquels le Champignon se met en rapport avec l'Algue symbiote, c'est-à-dire l'existence et les caractères des filaments aux parois minces qui, circulant entre les gonidies, constituent avec elles la couche gonidiale ; puis viennent ceux des tissus corticaux nés non loin des gonidies et dont la structure plectenchymateuse est déterminée par elles. Au même groupe se rattachent encore d'autres caractères, moins immédiatement en relation avec la symbiose, mais qui s'en montrent cependant la conséquence plus ou moins éloignée, telle par exemple la naissance angiocarpe des apothécies, quelque temps recouvertes par un voile cortical ; ces caractères sont souvent d'ordre adaptatif : les formes nouvelles nées de la symbiose n'ont persisté que grâce à certaines acquisitions, telles que la pérennance du thalle aérien, l'épaisseur relativement grande des membranes des hyphes, etc. Les caractères de ce groupe sont donc encore ceux qui différencieront les Champignons des Lichens des organismes qui mènent une vie autonome.

Au contraire, les caractères du second groupe, ceux qui sont indépendants de la symbiose, doivent se retrouver identiques chez des organismes autonomes ; de ce nombre sont les caractères généraux de l'apothécie, l'origine et le développement de l'ascogone, la structure des hyphes ascogènes, la structure et l'histoire des asques et des ascospores, les traits généraux de l'évolution nucléaire.

Les premiers sont des caractères acquis à une époque relativement récente pendant la condition symbiotique. Les seconds, s'ils ont été acquis postérieurement à la symbiose, l'ont été indépendamment d'elle ; nous pensons que la plupart sont des caractères anciens qui préexistaient à la symbiose.

Les premiers sont surtout d'ordre anatomique, voire morphologique ; beaucoup d'entre les seconds relèvent de la cytologie. Une étude superficielle suffit pour connaître la plupart des premiers ; il nous a fallu, pour acquérir la connaissance des seconds, pénétrer profondément dans les détails les plus secrets de la structure intime des Champignons des Peltigéracées.

Ces derniers sont des caractères fondamentaux, essentiels, profonds ; ils varient peu d'une Peltigéracée à l'autre ; ils représentent l'élément durable du groupe, héritage d'un passé ancien. Nous pensons qu'ils furent légués aux modernes Peltigéracées par leurs ancêtres autonomes. Les autres, qui ne retentissent que sur l'organisation superficielle des Peltigéracées, témoignent par leur variabilité de la souplesse actuelle des représentants du groupe que nous étudions.

Nous pouvons, grâce aux caractères de la première espèce, imaginer ce qu'étaient les ancêtres autonomes des Champignons des Peltigéracées : des Ascomycètes pourvus d'ascogones plurinucléés, donnant naissance, sans fusion préalable avec des anthéridies, à des hyphes ascogènes plurinucléés, puis binucléés, fournissant à leurs extrémités des asques. Nous connaissons trop peu les phénomènes cytologiques du développement du périthèce chez les Ascomycètes autonomes pour fixer, d'une manière précise, la place des ancêtres des Peltigéracées dans la classification. Cependant on peut dire que les Champignons des Peltigéracées se laissent rattacher à ceux des Ascomycètes, dont les hyphes ascogènes forment leurs asques aux dépens de la cellule terminale ou subterminale et que nous désignons sous le nom d'Acroascés, les opposant aux Holoascés chez lesquels toutes les cellules des hyphes ascogènes peuvent devenir des asques.

Les ancêtres des Champignons des Peltigéracées ne doivent

donc pas être recherchés parmi les Périsporiacées, mais plutôt parmi les Discomycètes ou les Pomycètes.

L'existnce de Dyscomycètes pourvus d'ascogones multinucléés, aux hyphes ascogènes d'abord multinucléés, puis présentant une chaîne plus ou moins longue de dikaryocytes, rend possible leur rapprochement avec les Champignons des Peltigéracées.

Un autre caractère, sur lequel l'état de symbiose ne paraît pas avoir exercé son emprise, est la forme et la structure des spores. Les Peltigéracées sont pourvues d'ascospores de deux sortes : les unes, aciculaires, multicellulaires, au nombre de huit (ou six) dans chaque asque, sont celles des *Peltigera*, des *Peltidea*, des *Nephromium* ; les autres, ovoïdes, bicellulaires, sont celles des *Solorina*. La différence entre ces deux sortes de spores n'est pas le fait de la symbiose ; les ancêtres des Peltigéracées à spores aciculaires devaient avoir des spores aciculaires, pluricloisonnées, différentes de celles des ancêtres des Peltigéracées aux spores ovoïdes et bicellulaires.

Nous distinguerons donc dans les Peltigéracées deux grands groupes, tirant sans doute leur origine de deux Acroascés, ou de deux groupes d'Acroascés voisins, mais distincts néanmoins. La série des *Peltigerei* comprend les *Peltigera*, les *Peltidea*, les *Nephromium*, tous aux spores aciculaires pluriseptées. Ces diverses Peltigéracées ont, en outre, de nombreuses ressemblances : l'apothécie y est marginale ou submarginale; l'ascogone s'y forme aux dépens de la médulle ; les spores y sont au nombre de huit dans chaque asque, avec des variations accidentelles. Nous opposons à cette série des *Peltigerei* celle des *Solorinei*, représentés dans nos régions par les *Solorina*. Les Peltigéracées de ce groupe se distinguent des autres par la structure des spores, ovoïdes, bicellulaires, par la position centrale de l'apothécie, la naissance de l'ascogone aux dépens des hyphes de la couche gonidiale, par l'instabilité du nombre des spores dans chaque asque selon les espèces ; dans une seule espèce, le nombre des ascospores y est de huit, ailleurs il est moindre ; un certain nombre de noyaux de l'asque restant inutilisés, quatre spores seulement se font dans chaque asque du *Solorina saccata*; dans les

autres espèces, le nombre des spores est de six, quatre et même se réduit à deux.

Des caractères moins généraux vont nous permettre de distinguer dans ces deux lignées phylétiques des groupes de moindre importance, mais nous ferons cette fois appel à des caractères de la deuxième espèce en rapport avec l'état de symbiose.

En particulier, dans la série des *Peltigerei*, l'apothécie a dû faire irruption à travers l'une ou l'autre surface du thalle ; chez les *Peltigera* et *Peltidea*, c'est à la face supérieure que s'ouvre l'apothécie ; elle s'ouvre sur la face inférieure chez les *Nephromium*, chez qui une courbure secondaire des lobes fertiles vient tourner vers le haut la surface libre du thécium. Deux groupes sont donc à distinguer dans la série des *Peltigerei* : les *Peltigerei* à apothécies supères (*Peltigera, Peltidea*) et ceux à apothécies infères (*Nephromium*).

Enfin des caractères empruntés à la nature de l'Algue vont nous permettre de faire des groupements de moindre importance encore. Les *Peltigerei* à apothécies supères comprennent des formes associées à des Algues bleues et des formes associées à des Algues vertes ; l'ascogone naît sous la couche gonidiale chez les dernières, à quelque distance d'elle chez les premières. Sur ces caractères est fondée la distinction de deux genres, ou mieux de deux sous-genres, *Peltigera* et *Peltidea*. De même les *Peltigerei* à apothécies infères comprennent des *Nephromium* à Algues bleues, des *Nephroma* à Algues vertes. De même encore, parmi les *Solorinei*, nous distinguons des formes à Algues bleues ou *Solorinina*, et des formes à Algues vertes ou *Solorina*.

C'est une question discutée entre les lichénologues que celle de la valeur des Algues symbiotes au point de vue de la classification ; certains lui donnent une grande importance ; pour les autres, elle se réduit à créer des différences génériques, voire sous-génériques. Nous considérons l'Algue des Lichens comme un organisme dont l'importance n'est nullement négligeable, puisque nous le rendons responsable, pour une large part, de la forme prise par le Champignon qui lui est associé ; cependant, s'il est commode pour la distinction

des Lichens en groupes artificiels de donner à la nature des Algues une large place, elle ne saurait intervenir que comme un caractère secondaire dans le classement en groupes naturels des Champignons des Lichens. La présence d'une Algue dans les tissus d'un Lichen a pour le Champignon la même valeur systématique que, pour une Légumineuse, l'habituelle présence d'une Bactérie dans ses nodosités. Il ne faut ni la négliger ni l'exagérer. On sait d'ailleurs que chez les Peltigéracées elle est toute relative, un même Lichen pouvant héberger plusieurs Algues symbiotes (cas des céphalodies, cas du *Solorina crocea* rapporté par Hue, 1910-1911, et réalisé aussi, bien qu'à un moindre degré, chez le *Solorina saccata*).

D'autres caractères, moins importants, permettent de séparer des espèces. On fait appel au plus ou moins grand développement des veines, à la couleur du thalle, la forme des lobes, la taille générale, parfois à des caractères physiologiques, comme la présence de céphalodies plus ou moins fréquentes, ou chimiques, comme la formation de substances variées mises en évidence par un certain nombre de réactifs bien connus. Nous touchons déjà aux caractères qui, aux yeux de beaucoup d'auteurs, sont considérés comme susceptibles de séparer de simples variétés. Celles-ci sont caractérisées, en outre, par la forme plus ou moins dressée des lobes, la présence de poils plus ou moins nombreux à la face supérieure ou inférieure, la plus ou moins grande épaisseur du thalle.

Enfin on fait appel, pour distinguer des variétés et des sous-variétés, qui peuvent n'être que des formes stationnelles, à des caractères d'une grande banalité, susceptibles de se rencontrer chez des espèces variées : les mêmes qualificatifs peuvent servir à les définir. Telles sont les variétés crispées, sorédiées, aux lobes dits isidiés-foliolés ou pourvus de squammules. Les noms donnés à ces variétés ont le plus souvent la même signification. On a décrit une variété *crispata* du *Peltigera polydactyla*, une variété *undulata* du *Peltigera canina*, une variété *crispa* du même, une variété *fimbriatum* du *Nephromium resupinatum*, une variété *innovans* du

Peltigera rufescens; toutes ces appellations traduisent le même aspect des lobes pourvus de folioles. De même le nom de *propagulifera* appliqué à une variété du *Peltigera scutata*, celui de *sorediata* attribué à un *Peltigera canina* ainsi qu'à un *Peltigera polydactyla* et à un *Peltigera spuria*, celui d'*erumpens* joint au nom de *Peltigera spuria*, traduisent tous la présence de sorédies à la surface du thalle. Les groupes systématiques qui se distinguent par des caractères morphologiques qui se retrouvent les mêmes dans des espèces et des genres différents ne méritent pas la dignité de sous-espèces; ce sont de simples variétés, voire même des formes locales.

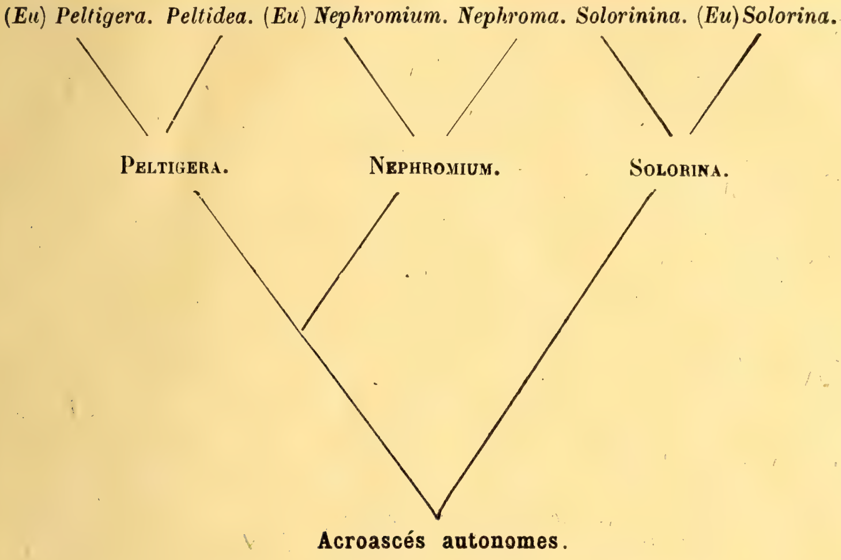
Telles sont les grandes lignes de la classification et de la phylogénie des Champignons des Peltigéracées. Nous considérons un caractère comme d'autant plus élevé en dignité qu'il tire son origine d'une plus haute antiquité; il définit un groupe d'autant plus grand qu'il est emprunté à la structure de formes plus anciennes, autonomes; il offre d'autant moins de généralité qu'il est plus en rapport avec l'état de symbiose.

Si ces principes sont légitimes, il y aura lieu de reviser en s'en inspirant la classification des autres familles de Lichens.

Il nous ont conduit à grouper les Champignons des Peltigéracées dans le tableau suivant, qui nous paraît représenter la classification naturelle de ces Champignons :

Famille.	Tribus.	Genres.	Sous-genres.
Peltigéracées	**Peltigerei**	PELTIGERA	*(Eu) Peltigera.*
			Peltidea.
		NEPHROMIUM	*(Eu) Nephromium.*
			Nephroma.
	Solorinei	SOLORINA	*Solorinina.*
			(Eu) Solorina.

Ce tableau correspond, pour la phylogénie des Champignons des Peltigéracées, à l'arbre généalogique ci-dessous :



RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS

En écrivant ce résumé et ces conclusions de notre étude sur les Lichens de la famille des Peltigéracées, notre intention n'est pas de présenter le résultat de nos recherches et de nos réflexions sous la forme condensée qui plairait à un lecteur superficiel ou pressé. Nous voulons, en reprenant quelques-uns des points que nous avons traités, indiquer les lacunes de notre travail, dire celles de nos recherches qui devraient être étendues à d'autres familles de Lichens, celles des idées que nous avons soutenues pour lesquelles une généralisation nous paraît mériter d'être tentée. En un mot, nous voulons moins revenir sur les pages passées que préparer la tâche future.

Les sujets que nous avons développés dans ce mémoire se laissent grouper sous quatre rubriques principales : Morphologie, Développement, Classification, Rapports entre Algues et Champignons au sein du complexe lichénique.

I. — Morphologie.

Bien que les Peltigéracées aient été depuis longtemps étudiées au point de vue de leur structure histologique, il nous a été possible de préciser un certain nombre de points particuliers tels que les caractères exacts du cortex dans les différents genres, les modifications présentées par la médulle profonde, les caractères des crampons, du mycélium souterrain, du voile apothécial ; nous avons considéré le plectenchyme de la face inférieure du thalle des *Nephromium* (cortex

inférieur des auteurs) comme l'homologue des formations offertes par la médulle profonde dans les autres genres ; enfin nous avons étudié l'origine des différentes parties de l'apothécie ; en particulier nous avons rejeté pour l'hypothécium la valeur d'une continuation, sous l'hyménium, du cortex thallin, et nous avons reconnu sa véritable origine.

Nous sommes persuadés que, malgré le grand nombre de travaux d'histologie dont les Lichens ont fait l'objet, beaucoup de points restent à préciser. Il y a lieu, en particulier, de chercher à dissiper, au point de vue histologique, la confusion qui résulte souvent de l'emploi des noms de sorédies, isidies, céphalodies, écailles, etc.

Moins connue était la structure des Peltigéracées au point de vue cytologique. Nous avons étudié dans les divers tissus des Peltigéracées le contenu cellulaire, où l'existence de corpuscules métachromatiques s'est montrée générale, et l'appareil nucléaire que nous avons envisagé dans le nombre et la structure des noyaux. Les Algues des Peltigéracées ont été de notre part l'objet d'une attention particulière : l'étude des gonimies nous a permis d'aborder la question difficile et longtemps controversée de la structure des Cyanophycées. Les Algues vertes ont été étudiées en particulier au point de vue de la recherche des mitochondries : cette recherche est restée vaine, comme chez les autres Algues vertes pourvues d'un chromatophore différencié.

II. — Développement.

Une grande lacune de nos connaissances sur les Lichens de la famille des Peltigéracées est l'ignorance où nous sommes des premiers débuts du développement de ces Lichens et des conditions dans lesquelles s'accomplit l'union des deux associés. Des expériences, — d'ailleurs longues et difficiles, — sont à faire dans ce sens. Nous savons seulement que la symbiose doit s'établir à l'origine des nouveaux thalles formés par le moyen d'ascospores, qu'elle est continue lorsque les thalles nouveaux proviennent du développement de sorédies.

Nous avons étudié la formation des sorédies, le déve-

loppement des spermogonies, et une partie très étendue de ce mémoire a été consacrée à l'étude de l'histoire des appareils producteurs d'ascospores.

Dans toutes les espèces étudiées à ce point de vue, des cellules ascogoniales multinucléées prennent naissance aux dépens de cellules à un ou deux noyaux ; elles se développent en hyphes ascogènes multinucléés tout d'abord, puis bientôt cloisonnés et à cellules binucléées. Des chaînes étendues de dikaryocytes divergent à partir de la région où s'étaient formées les cellules ascogoniales et s'étendent vers les bords de l'apothécie au fur et à mesure que celle-ci s'accroît. Les ramifications de ces hyphes ascogènes aux cellules binucléées fournissent, sans formation préalable d'un crochet, aux dépens de leur cellule terminale, des asques qui s'élèvent parmi les paraphyses nées avant eux et d'une toute autre origine. Dans les asques, une fusion des deux noyaux primitifs a lieu ; le noyau de copulation subit deux mitoses successives, réductrices, puis une troisième division qui rend l'asque octonucléé. Des spores naissent autour de chacun des huit noyaux ainsi formés, parfois (chez le *Solorina saccata*) autour de quatre seulement, les quatre autres dégénérant. Des rayons archoplasmiques sont visibles au moment de la délimitation des spores, à la limite du protoplasme sporaire et de l'épiplasme. Les spores naissent uninucléées ; leur noyau se divise une fois, deux fois, ou plus, suivant les genres et les espèces, chaque division nucléaire étant suivie de la formation d'un septum.

On sait qu'on se fonde sur la description ancienne d'une fécondation d'un ascogone par des spermaties, par l'intermédiaire d'un trichogyne, chez certains Lichens, pour affirmer la parenté des Lichens avec les Algues Floridées et pour attribuer aux Champignons supérieurs une origine floridéenne, peut-être par l'intermédiaire des Lichens. Il suffira, d'autre part, de rappeler combien discutée est la question de la fécondation chez les Champignons supérieurs pour marquer tout l'intérêt d'une étude cytologique du développement complet d'un type nouveau. Cette étude, qui nous a fourni les mêmes résultats dans les nombreuses espèces envisagées,

nous permet de formuler à l'égard des problèmes ci-dessus les conclusions suivantes :

Aucune fécondation ne prélude au développement de l'apothécie des Peltigéracées ; les spermaties n'y interviennent en aucune façon ; l'ascogone n'est accompagné d'aucune anthéridie, et la seule fusion de noyaux de tout le développement a lieu à l'extrémité des hyphes ascogènes dans les cellules qui deviennent les asques.

L'observation d'un ascogone aux cellules multinucléées chez des Lichens nous permet d'entrevoir une parenté possible des Lichens avec les Champignons inférieurs aux organes sexuels également cénocytiques et de considérer comme douteuse la parenté de l'ensemble des Lichens avec les Floridées. En tout cas, il convient de soumettre à une nouvelle étude les formes de Lichens pourvues de trichogynes et de spermaties et auxquelles une sexualité aux caractères floridéens a été attribuée.

III. — Classification.

Nous avons recherché la place, dans la classification, des Algues et des Champignons des Lichens qui nous ont occupés.

Les Algues des Peltigéracées constituent un ensemble très disparate. Alors que les unes sont des Cyanophycées, des Nostocacées sur la détermination plus exacte desquelles des précisions seraient désirables, les autres sont des Chlorophycées : nous avons reconnu, après Chodat, que celles du *Solorina saccata* se rapportent à un *Coccomyxa*, le *Coccomyxa Solorinæ-saccatæ* Chod. ; quant à celles des *Peltidea*, nous les rapportons, provisoirement et en l'absence de cultures pures aujourd'hui nécessaires pour la détermination précise des Algues inférieures, à un groupe différent, au genre *Stichococcus* ; nous en donnons une description succincte sous les noms de *Stichococcus Peltideæ-aphthosæ* n. sp. et *Stichococcus Peltideæ-venosæ* n. sp.

La classification des Champignons des Peltigéracées offre plus d'intérêt, car ils constituent un groupe naturel dont nous avons recherché les origines hors des Peltigéracées et dont

nous avons essayé de suivre l'évolution sous le régime de la symbiose. Rappelons rapidement les principes qui nous ont guidés.

Les Champignons des Peltigéracées, liés par une symbiose étroite à des Algues, n'ont pas toujours vécu sous ce régime. Leurs ancêtres furent des êtres autonomes. Nous admettons que quelques-uns des caractères essentiels de ces derniers ont persisté chez leurs descendants. D'autre part, l'état de symbiose a imposé aux Champignons qui le subissent des caractères spéciaux, biomorphoses sur lesquelles nous reviendrons bientôt et caractères d'adaptation au nouveau mode d'existence. Ce sont ces deux groupes de caractères que nous avons cherché à distinguer chez les Champignons des Peltigéracées. Les premiers nous renseignent sur leurs ancêtres autonomes : c'étaient des Ascomycètes, du groupe des Acroascés, peut-être des Discomycètes ; les uns avaient des spores ovoïdes, bicellulaires, les autres des spores aciculaires. Ils sont la souche de deux lignées de Peltigéracées, les *Solorinei* et les *Peltigerei*. Les caractères de la seconde sorte nous révèlent la souplesse avec laquelle ont évolué les Champignons des Peltigéracées depuis l'établissement du régime de la symbiose ; ils permettent de fixer les limites des genres (*Solorina, Peltigera, Nephromium*), des sous-genres (*Solorinina, Solorina — Peltigera, Peltidea — Nephromium, Nephroma*), enfin, des espèces et des variétés. On le voit, nous n'attribuons à la nature des Algues des Peltigéracées qu'une importance secondaire pour la classification des Champignons de ces Lichens, nous pensons qu'elle peut seulement servir à délimiter des sections à l'intérieur des genres.

Le même principe de subordination des caractères, — ceux en rapport avec la symbiose étant considérés comme des caractères récents, propres à séparer des groupes systématiques inférieurs ; les plus importants de ceux indépendants de la symbiose étant considérés comme des caractères anciens, legs des ancêtres autonomes et dignes de déterminer les grandes divisions systématiques, — mérite, pensons-nous, d'être appliqué à d'autres Lichens que les Peltigéracées et

de servir de base à l'établissement d'une classification naturelle des Champignons des Lichens et d'un arbre phylétique rationnel des différentes familles de Lichens.

Écartons cependant, dès maintenant, une objection qu'on ne manquera pas de dresser contre cette tentative.

Quand nous avons noté chez les Champignons des Lichens des caractères qui leur sont communs avec les Champignons autonomes, nous avons admis que la plupart leur avaient été transmis par ces derniers et que les Lichens avaient enrichi ce patrimoine par l'acquisitoin de caractères liés à la symbiose. Mais ne serait-ce pas, au contraire, que les Champignons des Lichens, en devenant autonomes, auraient perdu les caractères imposés par la symbiose et conservé seulement les caractères compatibles avec la vie autonome, que nous retrouvons chez leurs descendants, les Champignons autonomes actuels? Dans cette manière de voir, les Champignons autonomes dériveraient des Floridées par l'intermédiaire des Lichens. Il faudrait alors admettre que les Floridées auraient transmis leur sexualité aux Lichens dont certains représentants la possèdent encore; d'autres l'auraient perdue, ce serait le cas des Peltigéracées; d'eux dériveraient les Ascomycètes autonomes à ascogones cénocytiques. Cette théorie, bien que soutenue il y a encore peu de temps (Bessey, 1913), nous paraît incompatible avec la présence d'anthéridies chez quelques Ascomycètes à ascogones cénocytiques, sauf à admettre pour les Ascomycètes une origine diphylétique : les uns, dérivés des Lichens, seraient sans anthéridies, les autres, dérivés des Champignons inférieurs, en présenteraient des vestiges. Malgré cette divergence d'origine, le résultat serait le même dans les deux lignées : la formation d'apothécies aux caractères communs, productrices d'asques identiques jusque dans les détails les plus minimes de leur histoire et de leur structure, sans qu'on puisse saisir les raisons d'un aussi remarquable phénomène de convergence.

Aussi nous pensons que la distinction des caractères des Lichens en deux groupes, les uns en rapport immédiat avec la symbiose et récemment acquis, les autres indépendants

de la symbiose et, au moins pour les plus importants, remontant à un passé lointain, fournit un fil directeur sûr pour retrouver les véritables voies de l'évolution des Champignons des Lichens.

IV. — Rapports des Algues et des Champignons du complexe lichénique.

Une partie étendue de ce travail a été consacrée à l'étude des rapports que contractent, dans la symbiose lichénique, les Champignons et les Algues commensales.

Ce dernier mot éveille immédiatement l'idée d'échanges nutritifs, de rapports alimentaires entre les deux éléments du complexe ; nous devons accuser sur ce point une très grosse lacune. La question des échanges alimentaires entre les Algues et les Champignons des Lichens soulève des problèmes de physiologie dont la solution n'apparaît pas prochaine ni aisée ; elle nécessitera la mise en œuvre de moyens de travail supérieurs à ceux dont nous disposons.

Cependant il est une modalité des rapports entre les Algues et les Champignons des Lichens qui s'est montrée accessible à nos moyens de recherches : l'étude de la formation de plectenchymes corticaux sous l'action directe des Algues, aux dépens de filaments mycéliens n'ayant constitué jusque-là que des feutrages très lâches, a été suivie par nous dans des cas variés où une Algue était introduite dans une région du Lichen où elle ne pénètre généralement pas, ou placée, avec les filaments mycéliens environnants, dans des conditions différentes des conditions ordinaires. De tels plectenchymes se font à la face inférieure de la médulle, plus rarement dans la médulle elle-même, au voisinage d'Algues arrachées à la couche gonidiale et passivement entraînées par la croissance des hyphes ; ils prennent également naissance au voisinage d'une Algue étrangère à la couche gonidiale, non quelconque néanmoins, et venue au contact de la face supérieure ou de la face inférieure du Lichen, les nouveaux tissus formés constituant, avec les Algues qu'ils renferment, des céphalodies. Enfin le même phénomène de formation de cortex, sous l'action des

gonidies des Peltigéracées, nous a été offert par un certain nombre de déviations de la formation des sorédies, qui nous ont conduits par des passages ménagés à la production de folioles ou crispures du thalle. Dans ces derniers cas, c'est une couche corticale étendue, ne différant en aucune façon d'un cortex ordinaire, qui prend naissance.

La notion de la formation du cortex ordinaire des Peltigéracées sous l'influence de l'Algue symbiotique s'impose donc, et *nous avons considéré le thalle aérien d'une Peltigéracée comme l'équivalent d'un organe déformé par un parasite*, comme l'équivalent d'une zoocécidie.

Cette notion doit sans doute être élargie et étendue aux Lichens en général, au moins à ceux qui ressemblent aux Peltigéracées. Ils se présentent sous l'aspect de Champignons dont une partie seulement a conservé les caractères d'un mycélium ordinaire et dont la partie la plus visible a été déformée, comme le sont les tissus d'une galle, par l'action d'un organisme étranger. A la lumière de cette théorie, les thalles aériens des Lichens ne sont autre chose que des galles étendues, des algocécidies, des biomorphoses largement généralisées. Leur étude relève, comme celles des cécidies, de la pathologie. Les Lichens peuvent encore être comparés au complexe que constitue un organisme supérieur malade, offrant des processus inflammatoires, et le microbe pathogène qui les provoque. *Les Lichens sont des Champignons malades, atteints d'une maladie dont l'agent infectieux est une Algue.*

Recherchons quels sont les caractères principaux de cette maladie.

C'est d'abord une infection d'une grande généralité. Les Champignons des Lichens, au moins chez les Peltigéracées, en sont, autant qu'on sait, tous frappés. Parfois localisée en des régions plus ou moins étendues (cas des céphalodies), elle atteint souvent la majeure partie du thalle du Champignon, au moins dans sa partie aérienne. Dans une large mesure, elle nous paraît une infection nécessaire, au moins dans les conditions de vie habituelles des Lichens. Nous avons vu que cette infection est déformante ; la déformation est

spécifique vis-à-vis de l'Algue qui la cause ; une Algue quelconque ne provoque pas une réaction morphologique de la part du Champignon et, croit-on, un Champignon ne reçoit dans son intimité qu'une seule espèce d'Algues ou un nombre très limité d'espèces d'Algues ; dans ce dernier cas, les déformations produites par les différentes Algues ne sont pas identiques, au moins en général. Enfin c'est une infection durable : le Champignon la contracte, autant qu'on sait, alors qu'il est encore à l'état de tout jeune mycélium ; il conserve dans ses tissus l'agent infectieux pendant toute sa vie et ne s'en libère qu'au moment de la formation des ascospores. L'état de vie autonome du Champignon est donc très court ; l'état de maladie chronique s'étend, au contraire, sur presque toute la vie du Champignon. La formation de sorédies assure, d'autre part, la production de nouveaux thalles sans que cesse l'état d'infection.

L'étude d'autres Lichens nous montrera des modalités diverses dans les caractères, l'origine, l'évolution des maladies réalisées dans les associations lichéniques. Il sera, croyons-nous, fécond d'insister sur la nature pathologique de la symbiose lichénique. Ce n'est pas d'ailleurs la première fois que des faits de symbiose sont considérés comme relevant de la pathologie : on sait que Noël Bernard (1909) a étudié à ce point de vue la symbiose des Orchidées et de leurs Champignons endophytes, et que l'emploi du langage de la pathologie pour exprimer leurs rapports l'a conduit à de belles découvertes relatives aux variations de la virulence de ces parasites.

Nous voudrions faire partager l'espoir que, s'il est possible dès maintenant d'éclairer la question de la nature de la symbiose lichénique à la lumière de nos connaissances en pathologie, inversement il sera possible de déduire de la connaissance des conditions de la symbiose lichénique des lois nouvelles, applicables à la pathologie générale.

Les associations lichéniques réalisent en effet un type de maladie très spécial, qui revêt le caractère d'une maladie chronique. Or, la plupart des maladies infectieuses que nous offre jusqu'ici la pathologie sont des maladies légères ou des

maladies mortelles. Elles se terminent par la mort ou par la guérison. Les associations lichéniques réalisent un état intermédiaire entre l'évolution de la maladie vers la mort ou la guérison. Jusqu'ici, on a cherché, en présence de maladies infectieuses, à éviter la mort, à obtenir la guérison. Quand on connaîtra mieux les lois qui régissent les organismes vivant en symbiose dans un état de tolérance mutuelle, n'y aura-t-il pas place, dans le traitement des maladies infectieuses réputées incurables, pour la recherche de cet état intermédiaire, dans la pathologie de l'avenir?

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

Askenasy. — Beiträge zur Kenntniss des Chlorophylls und einiger dasselbe begleitenden Farbstoffe (*Bot. Zeit.*, Bd. XXV, p. 225, 1867).

Babikoff (M.). — Du développement des céphalodies sur le thalle du Lichen *Peltigera aphthosa* Hoffm. (*Bull. de l'Acad. imp. des Sc. de Saint-Pétersbourg*, t. XXIV, p. 548-559, 1878).

Bachmann (miss F.-M.). — A new type of spermogonium and fertilization in *Collema* (*Ann. of Bot.*, t. XXVI, p. 747-769, 1912).

— The origin and development of the apothecium in *Collema pulposum* (Bernh.) Ach. (*Arch. f. Zellforschung*, Bd. X, Heft 4, p. 369-430, 1913).

Baranetsky (J.). — Beitrag zur Kenntniss des selbstständigen Lebens der Flechtengonidien (*Mél. biol. du Bull. de l'Acad. de Saint-Pétersbourg*, t. VI, p. 473-493, 1867).

Bary (A. de). — Morphologie und Physiologie der Pilze, Flechten und Myxomyceten, 1e Auflage, Leipzig, 1866.

Baur. — Zur Frage nach der Sexualität der Collemaceen (*Ber. d. d. bot. Ges.*, Bd. XVI, p. 363-367, 1898).

— Untersuchungen über die Entwickelung der Flechtenapothecien (*Bot. Zeit.*, Bd. LXII, p. 21-44, 1904).

Beijerinck (M.-W.). — Culturversuche mit Zoochlorellen, Lichengonidien und anderen niederen Algen (*Bot. Zeit.*, Bd. XLVIII, p. 757-758 et 781-785, 1890).

Bensaude (Mlle M.). — Sur la sexualité chez les Champignons Basidiomycètes (*C. R. Ac. Sc.*, t. CLXV, p. 286, 20 août 1917).

— Recherches sur le cycle évolutif et la sexualité chez les Basidiomycètes. Thèses sciences, Paris, 1918.

Bernard (N.). — L'évolution dans la symbiose. Les Orchidées et leurs Champignons commensaux (*Ann. Sc. nat., Bot.*, sér. 9, t. IX, p. 1-196, 1909).

Bessey (E.-A.). — Some suggestions as to the Phylogeny of the Ascomycetes (*Mycol. Centralbl.*, Bd. III, p. 149-153, 1913).

Bessonoff (N.). — Sur quelques faits relatifs à la formation du périthèce et la délimitation des ascospores chez les Érysiphacées (*C. R. Ac. Sc.*, p. 1123-1125, 20 avril 1914).

— Quelques nouveaux faits concernant la formation du périthèce et la délimitation des ascospores chez les Erysi (*Bull. Soc. Myc. de Fr.*, t. XXX, p. 406-415, 1914).

BITTER (G.). — *Peltigera* Studien. — I. Rückseitige Apothecien bei *Peltigera malacea* (*Ber. d. d. bot. Ges.*, Bd. XXII, p. 248-251, 1904).

II. Das Verhalten der oberseitigen Thallusschuppen bei *Peltigera lepidophora* (Nyl.) (*Id.*, p. 251-254, 1904).

III. *Peltigera nigripunctata* sp. n., eine verkannte Flechte mit heterosymbiotischen Cephalodien (*Id.*, Bd. XXVII, p. 186-195, 1909).

BONNIER (G.). — Recherches expérimentales sur la synthèse des Lichens dans un milieu privé de germes (*C. R. Ac. Sc.*, nov. 1886).

— Recherches sur la synthèse des Lichens (*Ann. Sc. nat.*, *Bot.*, sér. 8, t. IX, p. 1-35, 1889).

BORNET (E.). — Recherches sur les gonidies des Lichens (*Ann. Sc. nat.*, sér. 5, t. XVII, p. 45-110, 1873).

— Deuxième note sur les gonidies des Lichens (*Id.*, t. XIX, p. 314-320, 1874).

BORZI (A.). — Sporidi sorediali di *Amphiloma murorum* Kœrb. (Malpighia vol. I, p. 20-24, 1886) (d'après analyse du *Bot. Centralbl.*, 1886).

CHODAT (R.). — Étude critique et expérimentale sur le polymorphisme des Algues, Genève, 1909.

— Monographies d'Algues en culture pure (Matériaux pour la Flore cryptogamique suisse, vol. IV, fasc. 2, 1913).

CLAUSSEN (P.). — Zur Entwickelungsgeschichte der Ascomyceten *Pyronema confluens* (*Zeitschr. f. Bot.*, Bd. IV, 1912).

CORNU (M.). — Reproduction des Ascomycètes, stylospores et spermaties (*Ann. Sc. nat.*, sér. 6, t. III, p. 53, 1876).

CROMBIE (J.-M.). — A Monograph of Lichens found in Britain, London, 1894.

DANGEARD (P.-A.) et SAPPIN-TROUFFY. — Une pseudo-fécondation chez les Urédinées (*C. R. Ac. Sc.*, t. CXVI, 6 févr. 1893).

DANGEARD (P.-A). — Recherches sur la structure des Lichens (*Le Botaniste*, t. IV, p. 18-21, 1894, et *C. R. Ac. Sc.*, t. CXVIII, p. 931-932, 23 avril 1894).

— Recherches sur le développement du périthèce chez les Ascomycètes, 2e et 3e parties (*Le Botaniste*, t. X, 1907).

FAMINTZIN (A.) et BARANETZKY (J.). — Zur Entwickelungsgeschichte der Gonidien und Zoosporenbildung der Flechten (*Bot. Zeit.*, Bd. XXVI, p. 169-177, 1868).

FÜNFSTÜCK (M.). — Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Lichenen (*Jahrb. d. bot. Gartens und des bot. Museums zu Berlin*, Bd. III, p. 55-174, Berlin, 1884, et *Inaug. Diss.*, Berlin, 1884).

— Thallusbildung an den Apothecien von *Peltidea aphthosa* (L.) Ach. (*Ber. d. d. bot. Ges.*, p. 447, 1884).

— Flechten, *in* Engler et Prantl : Pflanzenfamilien, Leipzig, 1907.

GUILLIERMOND (A.). — Contribution à l'étude cytologique des Cyanophycées (*Rev. gén. de Bot.*, t. XVIII, p. 392-408 et 447-465, 1906).

HARMAND (J.). — Lichens de France. Phyllodés, Paris, 1909.

HARPER (R.-A.). — Die Entwickelung des Peritheciums bei *Sphærotheca Castagnei* (*Ber. d. d. bot. Ges.*, Bd. XIII, p. 375-481, 1895).

— Sexual reproduction in *Pyronema confluens* and the development of ascocarp (*Ann. of Bot.*, t. XIV, p. 321-400, 1900).

HUE (A.). — Sur la variation des gonidies dans le genre *Solorina* Ach. (*C. R. Ac. Sc.*, t. CLI, p. 332-334, 25 juillet 1910).

— Monographia generis *Solorinæ* Ach. morphologice et anatomice, addita de

genere *Psoromaria* Nyl. appendice. (*Mém. Soc. nat. des Sc. nat. et math. de Cherbourg*, t. XXXVIII, p. 1-56, 1911-1912).

Itsigsohn (A.). — Cultur der Glaucogonidien von *Peltigera canina* (*Bot. Zeit.*, p. 185-196, 1868).

Jatta. — Sylloge Lich. ital., 1900 (cité d'après Bitter, 1909).

Kienitz-Gerloff (F.). — Neue Studien über Plasmodesmen (*Ber. d. d. bot. Ges.*, t. XX, p. 93-117, 1902).

Kniep. — (*Zeits. f. Bot.*, t. V, 1915) (cité d'après Vuillemin, *Rev. gén. des Sc.*, 31 juillet 1917).

Kohl. — Ueber die Organisation und Physiologie der Cyanophyceenzelle, Fischer, Iéna, 1903 (cité d'après Guilliermond, 1906).

Lindau (S.). — Beitrag zur Kenntniss der Gattung *Gyrophora* (cité par Harmand, 1919).

Linkola (K.). — Ueber die Thallusschuppen bei *Peltigera lepidophora* (Nyl.) (*Ber. d. d. bot. Ges.*, Bd. XXXI, p. 52-54, 1913).

Maire (R.). — Recherches cytologiques sur quelques Ascomycètes (*Ann. Myc.*, t. III, p. 123-154, 1905).

Massart (J.). — Recherches sur les organismes inférieurs. V. Sur le proto plasme des Schizophytes (*Mém. publ. par l'Ac. roy. de Belg.*, t. LXI, p. 6, 1901).

Metzger (O.). — Untersuchungen über die Entwicklung der Flechtenfrüchte (*Beitr. z. wissensch. Bot.*, Bd. V, p. 108-144, 1903) (cité d'après analyse du *Bot. Centralbl.*, 1904).

Moeller (A.). — Ueber die Kultur flechtenbildender Ascomyceten ohne Algen (Dissert., Münster in W., 1887, et Unters. aus dem bot. Inst. Königl. Akad., Münster, p. 1-52, 1887) (cité d'après analyse du *Bull. Soc. Bot. de Fr.*, 1888).

— Ueber die sogenannten Spermatien der Ascomyceten (*Bot. Zeit.*, Bd. XLVI, p. 421, 1888).

Moreau (F.). — Sur le dimorphisme des ascospores du *Bulgaria inquinans* (Pers.) (*Bull. Soc. Myc. de Fr.*, t. XXX, p. 361-367, 1914).

Moreau (Mme F.). — Les phénomènes de la sexualité chez les Urédinées (*Le Botaniste*, t. XIII, p. 145-284, 1914, et Thèses sciences, Paris, 1914).

Moreau (F.) et Moreau (Mme F.). — L'évolution nucléaire et les phénomènes de la sexualité chez les Lichens du genre *Peltigera* (*C. R. Ac. Sc.*, t. CLX, p. 526, 19 avril 1915).

— Sur la formation de tubercules chez un Lichen, le *Peltigera horizontalis* Hoffm. (*Bull. Soc. Bot. de Fr.*, t. LXII, p. 233-235, 1915).

— Les phénomènes de la sexualité chez les Lichens du genre *Solorina* (*C. R. Ac. Sc.*, t. CLXII, p. 793, 22 mai 1916).

— *Epicymatia aphthosæ* n. sp., parasite du Lichen *Peltidea aphthosa* Hoffm. (*Bull. Soc. Myc. de Fr.*, t. XXXIII, p. 23-27, 1917).

Nylander (W.). — Synopsis methodica Lichenum, Paris, 1858-1860.

— De cephalodiis in *Peltidea venosa* (*Flora*, p. 116, 1866).

Poirault (G.). — Les communications intercellulaires chez les Lichens (*C. R. Ac. Sc.*, t. CXVIII, p. 1362, 11 juin 1894).

Rees (M.). — Ueber die Entstehung der Flechten *Collema glaucescens* Hoffm. durch Aussaat der Sporen derselben auf *Nostoc lichenoides* (*Monatsber. der Königl. Preuss. Akad. der Wiss.*, Berlin, p. 523-533, 1871).

RUHLAND. — Zur Kenntniss der intracellularen Karyogamie bei den Basidiomyceten (*Bot. Zeit.*, p. 187-206, 1901).

SCHMIDDLE. — Ueber drei Algengenera (*Ber. d. d. bot. Ges.*, Bd. XIX, p. 10, 1901).

SCHWENDENER (S.). — Ueber die wahre Natur der Flechten (*Verhandl. Schweiz. Naturf. Ges. Rheinfelden*, Bd. LI, p. 88-90, 1867).

— Die Algentypen der Flechtengonidien, Bâle, 1869.

SPEERSCHNEIDER (J.). — Mikroskopisch-anatomische Untersuchungen der *Peltigera scutata* Kbr. (*Bot. Zeit.*, p. 521-530, 537-545, 561-572, 1857).

STAHL (E.). — Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Flechten, Leipzig, 1877.

STURGIS (W.-C.). — On the carpological structure and development of the Collemaceæ and allied groups (*Proc. Am. Acad. Arts and Sci.*, t. XXV, p. 15-52, 1890).

TIEGHEM (P. VAN). — Traité de Botanique, Paris, 1891.

TREUB (M.). — Lichenencultur (*Bot. Zeit.*, Bd. XXXI, p. 721, 1873).

WAINIO (E.-A.). — Étude sur la classification naturelle et la morphologie des Lichens du Brésil (*Acta Soc. pro Fauna et Flora Fennica*, Helsingfors, t. VII, p. 1-256, 1890) (cité d'après miss Bachmann, 1913).

TABLE DES FIGURES DANS LE TEXTE

EXPLICATION DES PLANCHES

PLANCHE I

Étude du thalle.

Fig. 1. — *Peltidea venosa.* Coupe complète du thalle.
Fig. 2. — *Nephromium resupinatum.* Cortex et couche gonidiale.
Fig. 3. — *Nephromium resupinatum.* Plectenchyme inframédullaire.
Fig. 4. — *Nephromium lusitanicum.* Plectenchyme inframédullaire.
Fig. 5. — *Peltigera canina.* Médulle.
Fig. 6. — *Peltigera canina.* Cortex.
Fig. 7. — *Solorina saccata.* Cortex.

Grossissement des figures : 800/1.

PLANCHE II

Peltigera.

Fig. 1. — *Peltigera polydactyla.* Jeune ascogone.
Fig. 2. — *Peltigera polydactyla.* Ascogone plus âgé.
Fig. 3-4. — *Peltigera rufescens.* Ascogone.
Fig. 5. — *Peltigera rufescens.* Hyphes ascogènes multinucléés.
Fig. 6. — *Peltigera rufescens.* Hyphes ascogènes aux cellules binucléées, asques, paraphyses.

Grossissement : fig. 1-2, 900/1 ; — fig. 3-6, 700/1.

PLANCHE III

Peltigera.

Fig. 1. — *Peltigera horizontalis.* Noyau de fusion en prophase, avec spirème.
Fig. 2. — *Peltigera canina.* Noyau de fusion en prophase, avec spirème.
Fig. 3. — *Peltigera polydactyla.* Noyau de fusion en prophase, avec spirème.
Fig. 4. — *Peltigera polydactyla.* Stade des chromosomes définitifs.
Fig. 5. — *Peltigera polydactyla.* Plaque équatoriale de la première mitose.
Fig. 6. — *Peltigera canina.* Plaque équatoriale de la première mitose.
Fig. 7. — *Peltigera polydactyla.* Plaque équatoriale de la première mitose.
Fig. 8. — *Peltigera polydactyla.* Anaphase de la première mitose.
Fig. 9. — *Peltigera canina.* Dédoublement longitudinal des chromosomes.
Fig. 10. — *Peltigera horizontalis.* Anaphase de la première mitose.
Fig. 11. — *Peltigera horizontalis.* Stade de diacinèse.
Fig. 12. — *Peltigera horizontalis.* Prophase de la seconde mitose.
Fig. 13. — *Peltigera horizontalis.* Métaphase de la seconde mitose.
Fig. 14. — *Peltigera horizontalis.* Asque à quatre noyaux haploïdes.
Fig. 15. — *Peltigera rufescens.* Troisième mitose.

Fig. 16. — *Peltigera horizontalis.* Asque à huit noyaux.
Fig. 17. — *Peltigera horizontalis.* Aspect des noyaux avant la formation des spores.
Fig. 18. — *Peltigera horizontalis.* Formation de huit ascospores.
Fig. 19. — *Peltigera horizontalis.* Allongement des ascospores.
Fig. 20. — *Peltigera horizontalis.* Ascospores encore uninucléées.
Fig. 21. — *Peltigera horizontalis.* Spores bicellulaires.
Fig. 22. — *Peltigera horizontalis.* Spores tétracellulaires.

Grossissement des figures : 1 000/1.

PLANCHE IV

Peltidea aphthosa.

Fig. 1. — Jeune ascogone.
Fig. 2. — Ascogone plus âgé.
Fig. 3. — Stade plus âgé. Paraphyses.
Fig. 4. — Jeune asque.
Fig. 5 — Spores unicellulaires.
Fig. 6. — Spores bicellulaires à loges uninucléées.
Fig. 7. — Spores bicellulaires à loges binucléées.
Fig. 8. — Spores tétracellulaires.

Grossissement des figures : 1 000/1.

PLANCHE V

Peltidea venosa.

Fig. 1. — Ascogone.
Fig. 2. — Ascogone plus âgé; paraphyses ; hyphes ascogènes multinucléés.
Fig. 3-4. — Hyphes ascogènes aux cellules binucléées à la base des paraphyses.
Fig. 5-9. — Jeunes asques.
Fig. 10. — Asque à plusieurs noyaux (coupé).
Fig. 11-12. — Spores uninucléées.
Fig. 13. — Spores unicellulaires binucléées.
Fig. 14. — Spores bicellulaires à loges uninucléées.
Fig. 15. — Spores bicellulaires à loges binucléées.
Fig. 16. — Spores tétracellulaires à loges uninucléées.

Grossissement des figures : 1 000/1.

PLANCHE VI

Solorina saccata.

Fig. 1. — Jeune ascogone.
Fig. 2. — Ascogone plus âgé surmonté de paraphyses.
Fig. 3. — Ascogone âgé ; hyphes ascogènes à cellules multi- et binucléées.
Fig. 4. — Hyphe ascogène à cellules binucléées.
Fig. 5. — Hyphe ascogène à cellules binucléées avec jeune asque.

Grossissement des figures : 1 000/1.

PLANCHE VII

Solorina saccata.

Fig. 1. — Jeunes asques encore binucléés.
Fig. 2-6. — Asques avec noyau de fusion surmontant des cellules binucléées. Aspects divers du spirème.
Fig. 7. — Asque tétranucléé.
Fig. 8. — Asque à six noyaux ; autour de quatre d'entre eux les rayons archoplasmiques marquent la limite du futur protoplasme sporaire et de l'épiplasme.
Fig. 9-10. — Asque à quatre spores uninucléées ; noyaux en dégénérescence.
Fig. 11. — Asque à quatre spores bicellulaires ; quatre noyaux dégénérés.
Fig. 12. — Une ascospore bicellulaire plus âgée que les précédentes, encore dans un asque.
Fig. 13. — Ascospore âgée.

Grossissement des figures : 1 000/1.

PLANCHE VIII

Nephromium resupinatum.

Fig. 1-9. — Jeunes asques à l'extrémité d'hyphes ascogènes aux cellules binucléées.
Fig. 10. — Paraphyses.
Fig. 11-14. — Jeunes asques avec gros noyau de fusion ; divers aspects du spirème.
Fig. 15-17. — Trois stades de la première mitose.
Fig. 18. — Portion d'asque à deux noyaux en intercinèse.
Fig. 19. — Anaphase de la seconde mitose.
Fig. 20. — Asque à quatre noyaux.
Fig. 21. — Plaque équatoriale de la troisième mitose.
Fig. 22. — Anaphase de la troisième mitose.
Fig. 23. — Rayons archoplasmiques visibles au moment de la délimitation des spores dans l'asque octonucléé.
Fig. 24. — Spores unicellulaires uninucléées.
Fig. 25. — Spores bicellulaires.
Fig. 26. — Spores tétracellulaires.
Fig. 27. — Début de spermogonie.

Nephromium lævigatum.

Fig. 28. — Portion de spermogonie âgée, avec spermaties.

Grossissement des figures : 1 000/1.

PLANCHE IX

Algues.

Chlorophycées.

Fig. 1. — Gonidies du *Solorina saccata.* Fixateur : Bouin-Maire ; colorant : hématoxyline de Heidenhain. En bas, à droite, une division.
Fig. 2. — Gonidies du *Solorina saccata.* Méthode IV de Regaud.

Fig. 3. — Gonidies du *Solorina saccata.* Fixateur : Bouin-Maire ; colorant : bleu polychrome. Corpuscules métachromatiques.

Fig. 4. — Gonidies du *Peltidea venosa.* Fixateur : Bouin-Maire ; colorant : hématoxyline de Heidenhain. En bas, à gauche, une division.

Fig. 5. — Gonidies du *Peltidea aphthosa.* Même technique.

Cyanophycées.

Fig. 6-11. — Gonimies du *Peltigera horizontalis.* Fixateur : Perenyi : colorant : hématoxyline de Heidenhain. Divers aspects du chromidium.

Fig. 12. — Gonimies du *Peltigera horizontalis.* Fixateur :Bouin-Maire ;colorant : bleu polychrome. Chromidium ramassé en une masse globuleuse ; grains de cyanophycine ; en haut, à gauche, une division.

Fig. 13. — Gonimies du *Peltigera rufescens.* Même technique. Corpuscules métachromatiques ; corps nucléoliformes.

Fig. 14. — Gonimies du *Nephromium lævigatum.* Même technique. Chromidium ; à droite, corpuscules métachromatiques.

Fig. 15. — Gonimies du *Nephromium parile.* Fixateur : Bouin-Maire ; colorant : hématoxyline de Heidenhain. Structure du chromidium ; corps nucléoliformes.

Fig. 16. — Gonimies du *Nephromium resupinatum.* Même technique. Grains de cyanophycine.

Fig. 17. — Gonimies du *Nephromium resupinatum.* Même technique. Préparation très décolorée pour montrer les corps nucléoliformes.

Fig. 18. — Gonimies du *Nephromium resupinatum.* Fixateur : Bouin-Maire ; colorant : bleu polychrome. Corpuscules métachromatiques.

Fig. 19. — Gonimies des céphalodies du *Solorina saccata.* Fixateur : Bouin-Marie ; colorant : hématoxyline de Heidenhain. Divers aspects du chromidium ; en bas, à droite, deux divisions.

Fig. 20. — Gonimies des céphalodies du *Peltidea aphthosa.* Même technique. Divers aspects du chromidium.

Fig. 21. — Gonimies des céphalodies du *Peltidea venosa.* Même technique. Divers aspects du chromidium.

Grossissement des figures : 1 000/1 environ.

PLANCHE X

Fig. 1. — *Peltigera horizontalis.* Coupe d'une portion d'écaille sous-apothéciale.

Fig. 2. — *Peltidea aphthosa.* Coupe d'une portion d'écaille sous-apothéciale.

Fig. 3. — *Nephromium parile.* Sorédie.

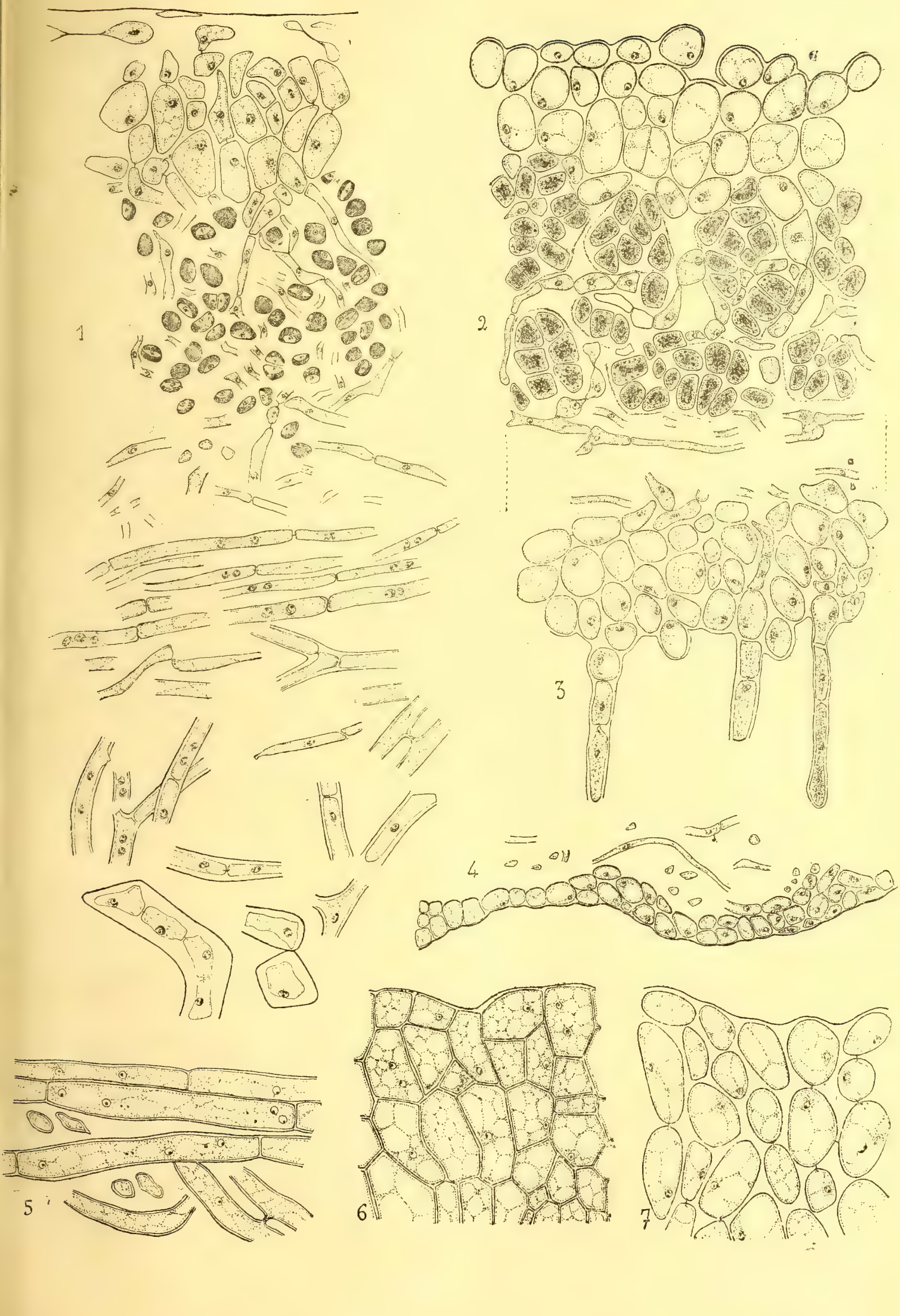
Fig. 4. — *Nephromium parile.* Portion de masse sorédiale formant un cortex sur le bord.

Grossissement : fig. 1, 2, 4, 750/1 ; — fig. 3, 1 300/1.

PLANCHE XI

Fig. 1. — Portion de céphalodie du *Solorina saccata.*

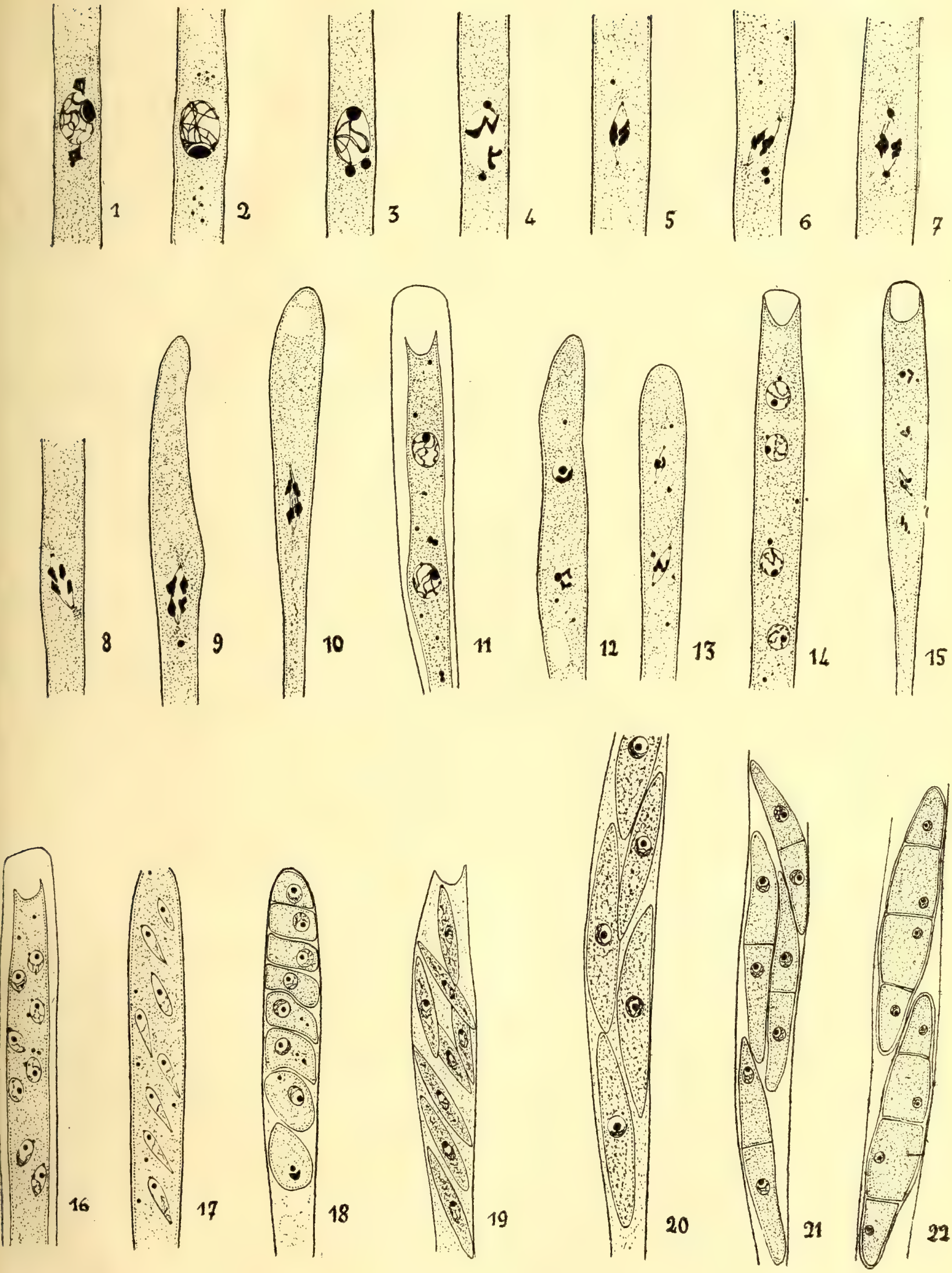
Fig. 2. — Portion de céphalodie du *Peltidea venosa.*



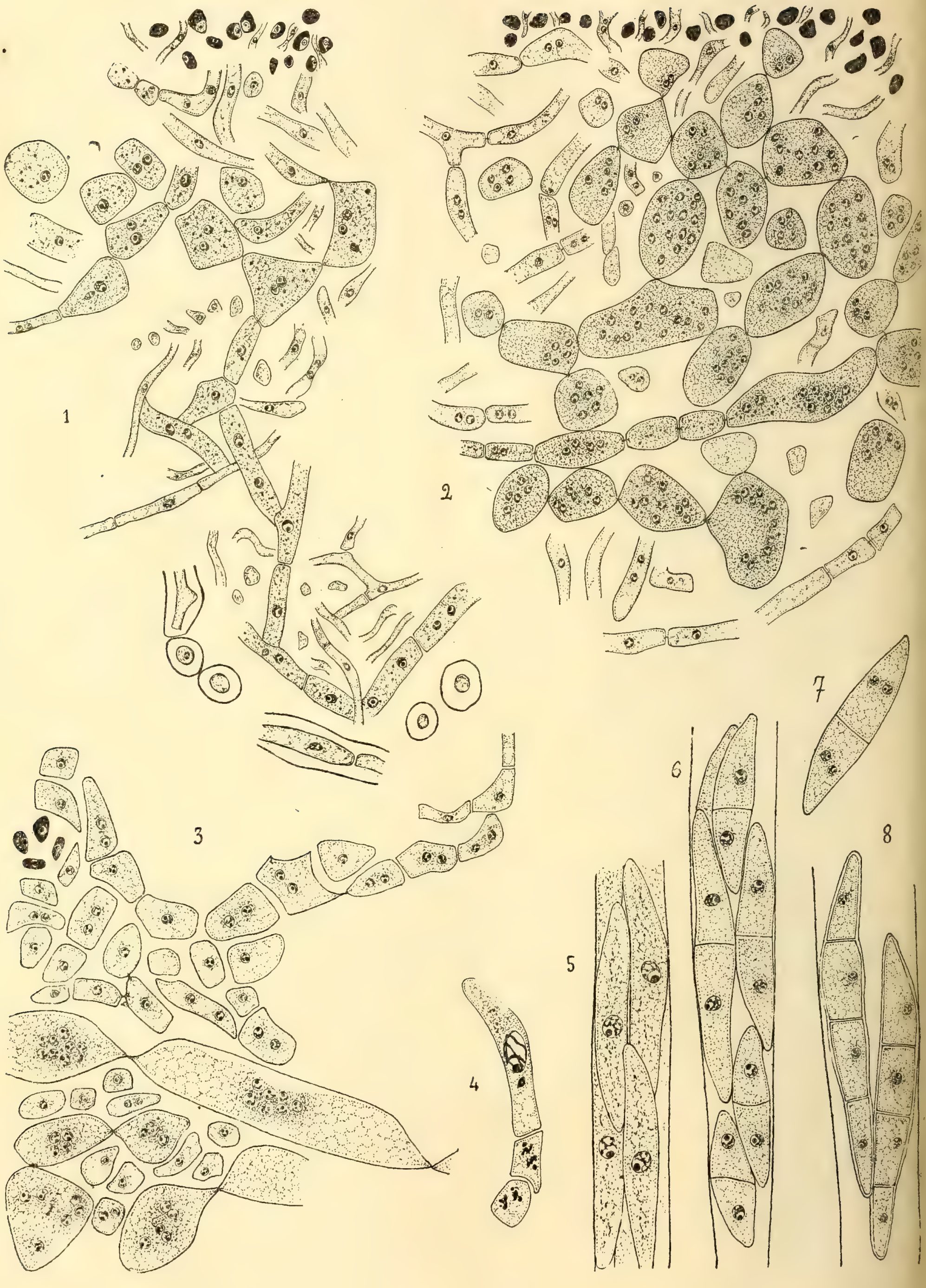
MASSON et CIE. Éditeurs.



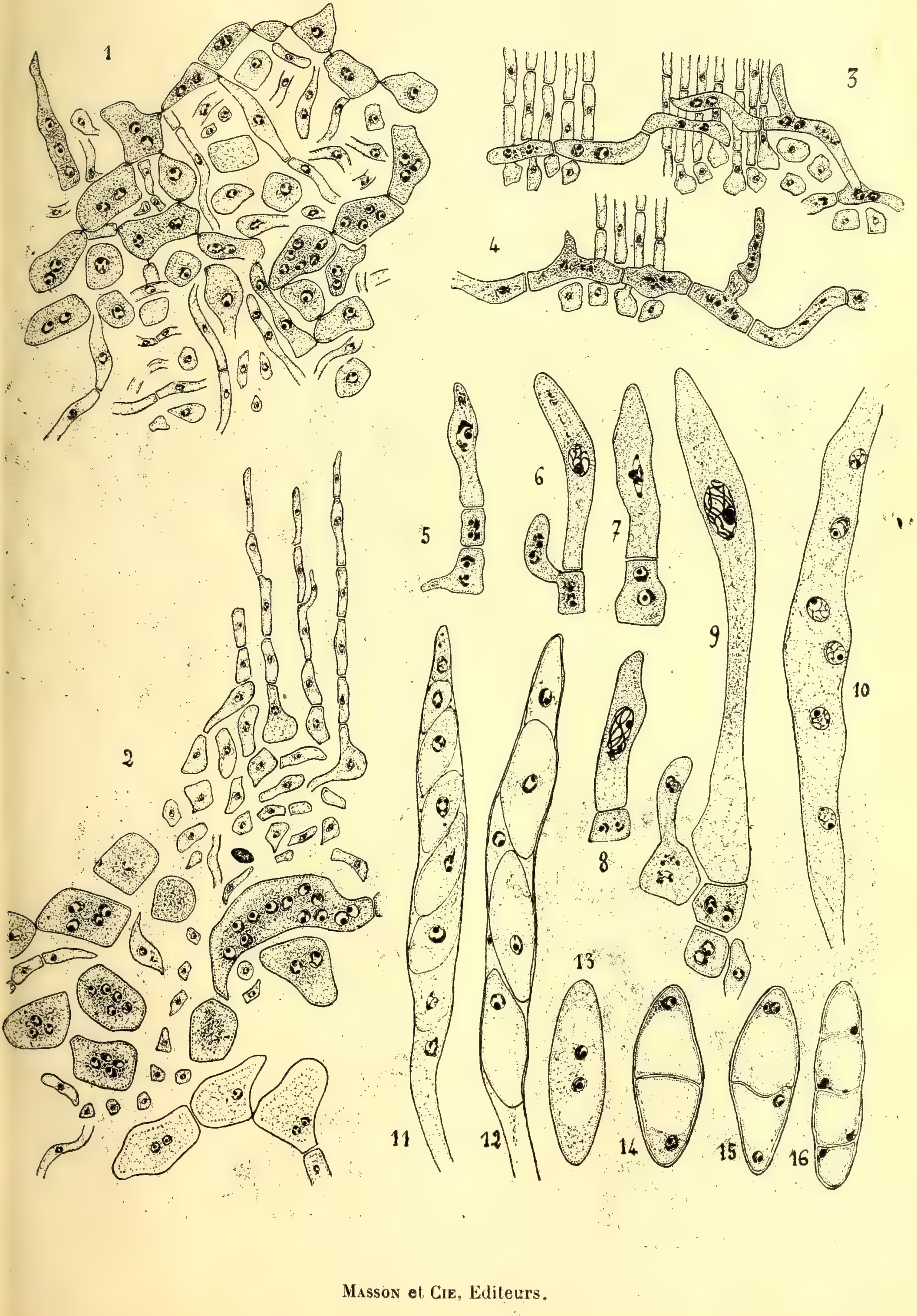
MASSON et CIE, Éditeurs.



MASSON et Cie, Éditeurs.

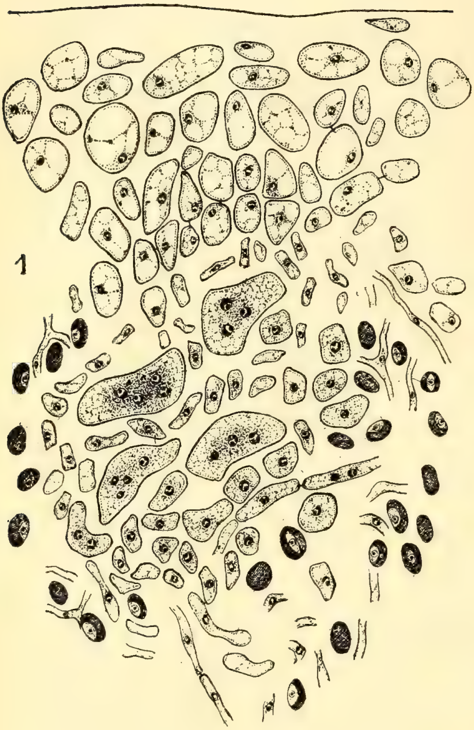


Masson et Cie, Éditeurs.

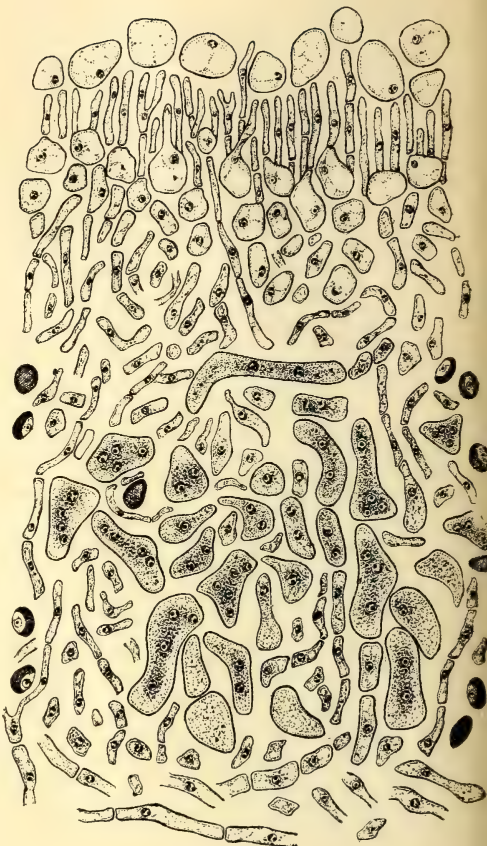


Masson et Cie, Editeurs.

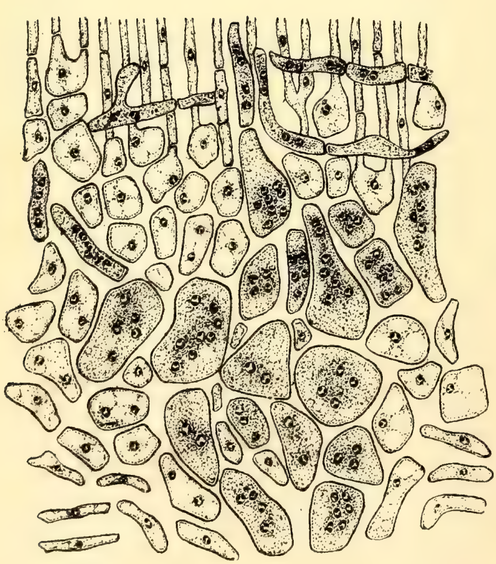
1



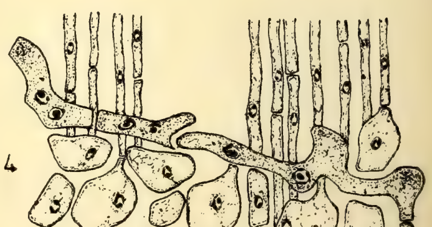
2



3



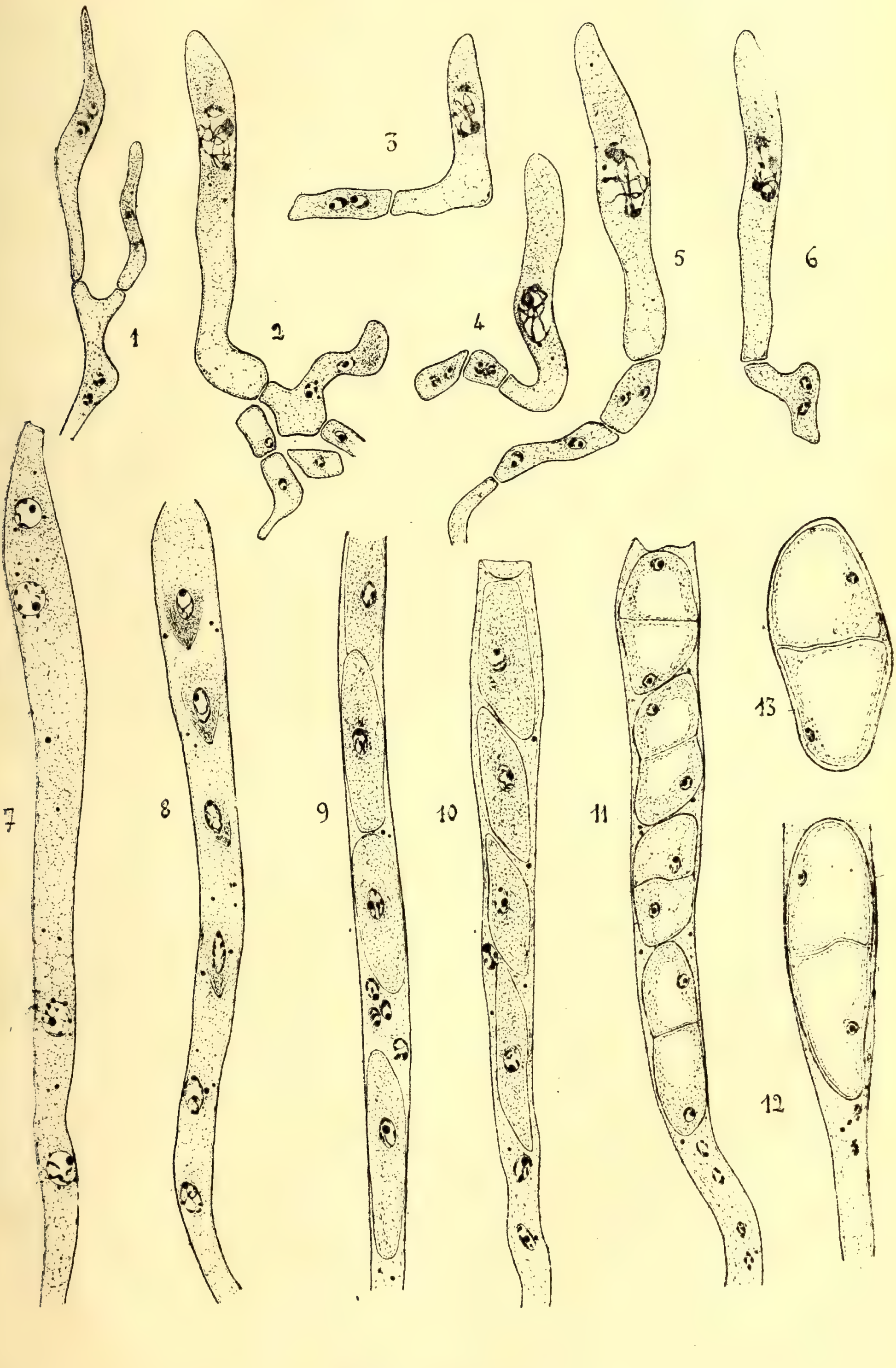
4



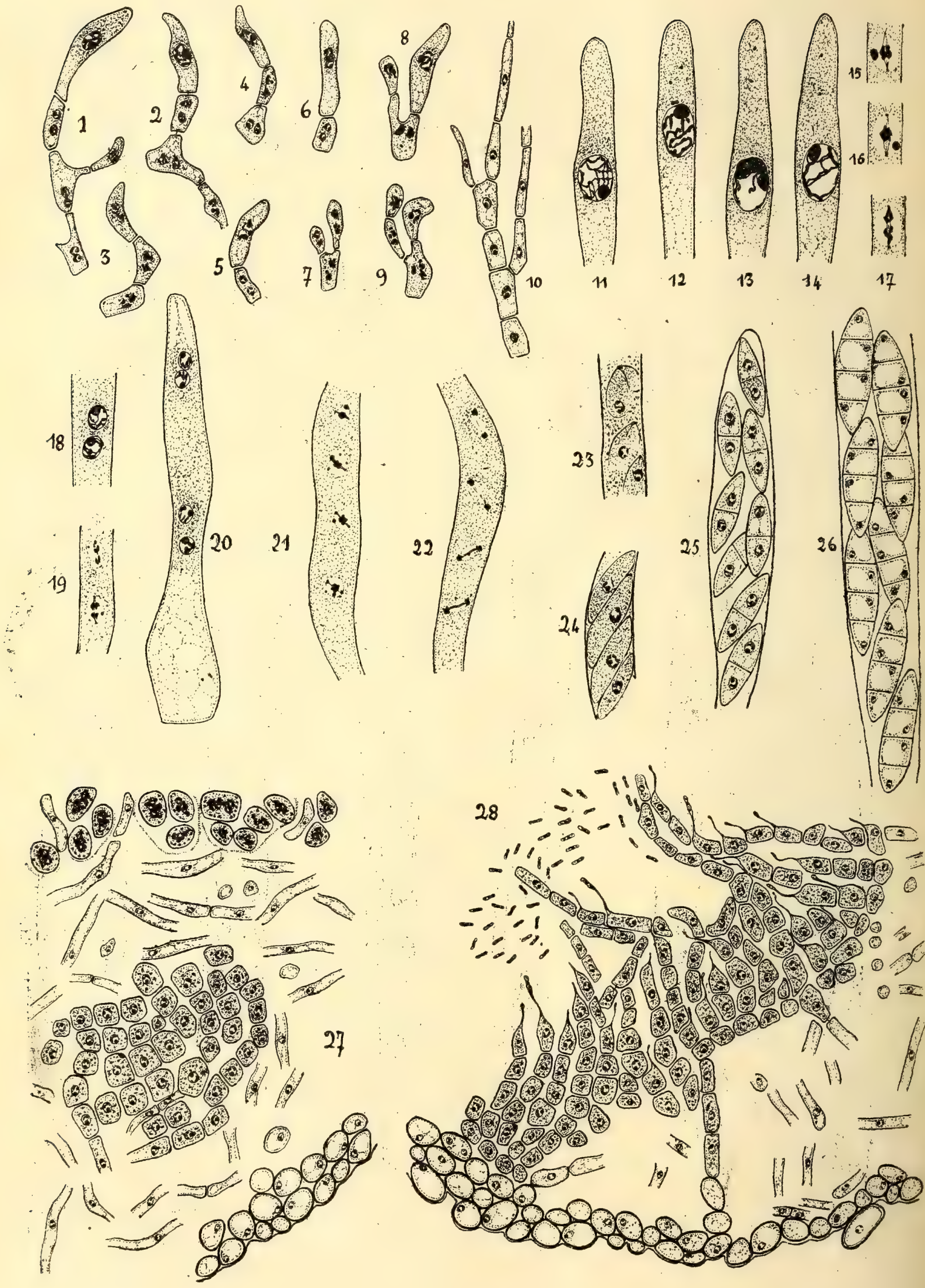
5



Masson et Cie, Éditeurs.



MASSON et CIE, Éditeurs.

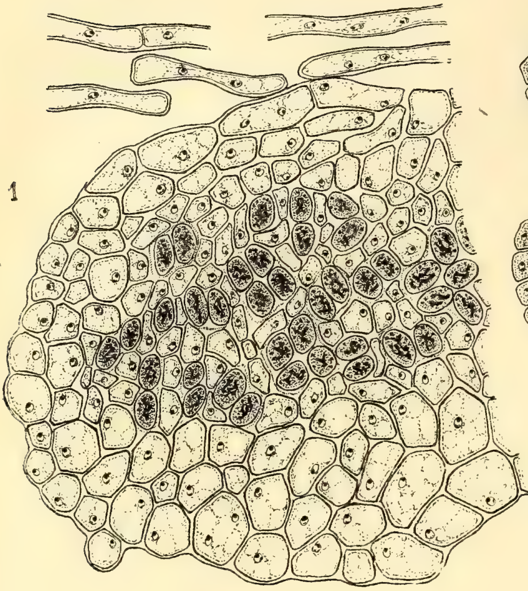


MASSON et CIE, Éditeurs.

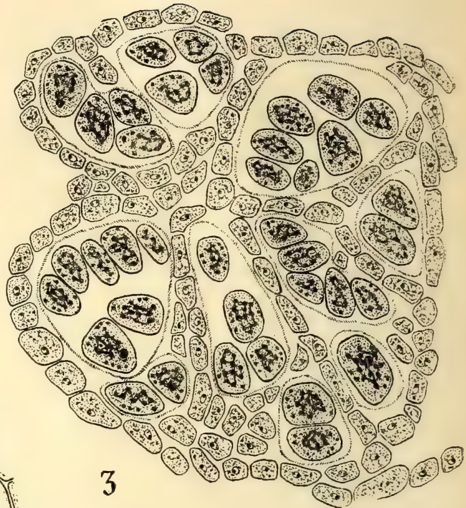


Masson et Cie, Editeurs.

1



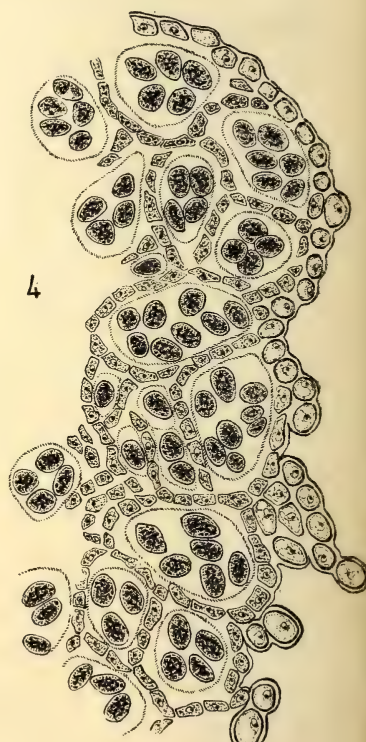
3



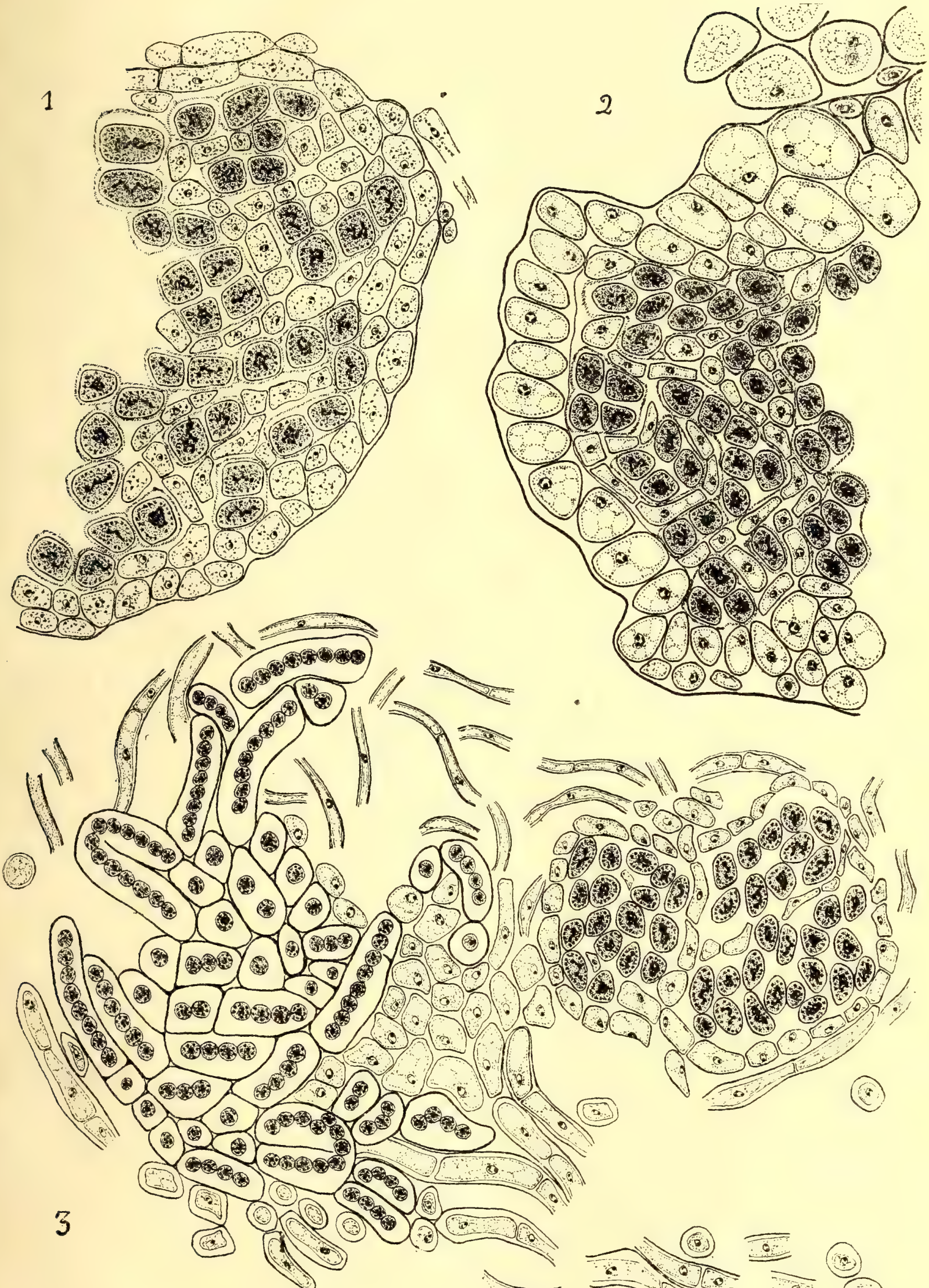
2



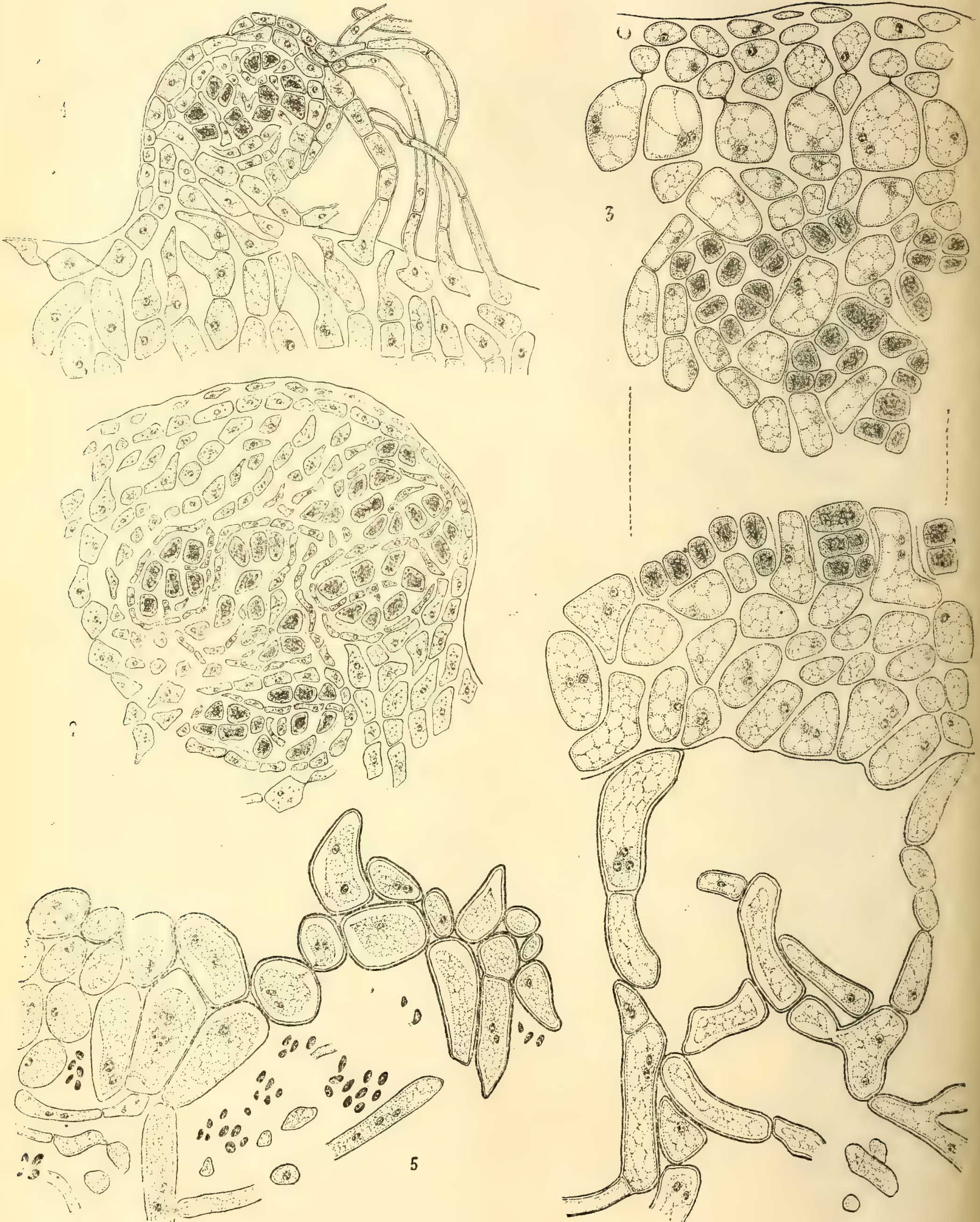
4



Masson et Cie, Éditeurs.



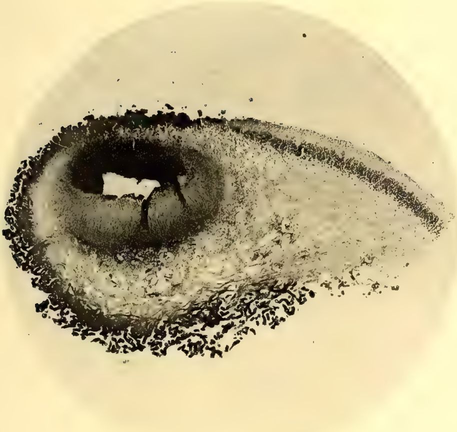
Masson et Cie, Éditeurs.



Masson et Cie, Éditeurs.



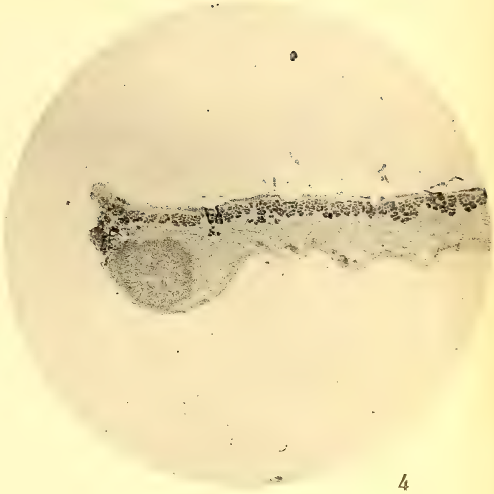
1



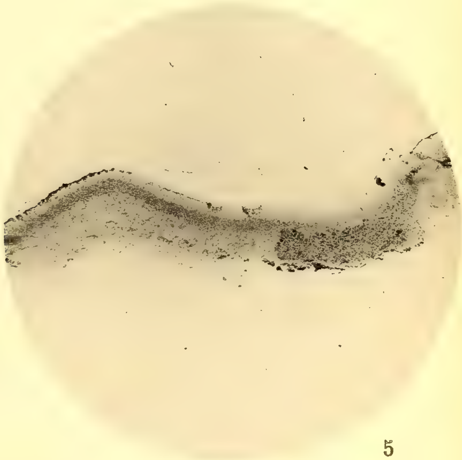
2



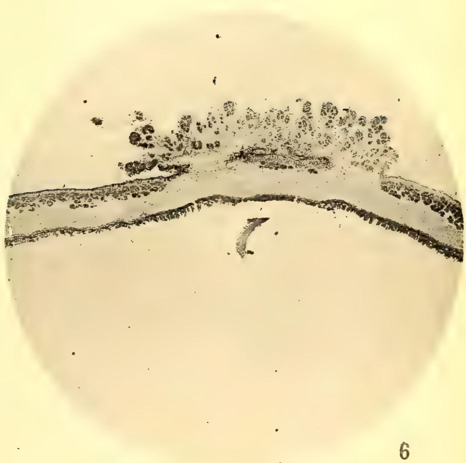
3



4



5



6

Masson et Cie, Editeurs

IMP. CATALA FRÈRES, PARIS.

Fig. 3. — *Solorina saccata.* A droite, début de céphalodie ; à gauche, Cyanophycée ne provoquant pas la formation d'une céphalodie.

Grossissement : fig. 1, 1 000/1 ; — fig. 2, 800/1 ; — fig. 3, 600/1.

PLANCHE XII

Peltidea aphthosa. — Céphalodies.

Fig. 1. — Débuts de la formation d'une céphalodie.
Fig. 2. — Portion de jeune céphalodie.
Fig. 3. — Cortex de la face supérieure et gonidies sous-jacentes dans une céphalodie.
Fig. 4. — Cortex de la face inférieure avec les filaments qui le réunissent à la médulle dans la même céphalodie.
Fig. 5. — Région de passage entre le cortex ordinaire du thalle (à gauche), et le cortex redevenu filamenteux sous la céphalodie.

Grossissement : fig. 1, 3, 4, 5, 700/1 ; — fig. 2, 600/1.

PLANCHE XIII

Fig. 1. — *Peltigera rufescens.* Jeune apothécie.
Fig. 2. — *Peltidea venosa.* Jeune apothécie.
Fig. 3. — *Solorina saccata.* Apothécie.
Fig. 4. — *Nephromium resupinatum.* Spermogonie.
Fig. 5. — *Solorina saccata.* Céphalodie.
Fig. 6. — *Nephromium parile.* Sorédies.

TABLE DES MATIÈRES

L'AMPHIGONELLE
ET LA PHYLOGÉNIE DES AMENTALES

Par PAUL VUILLEMIN

AVANT-PROPOS

L'amphigonelle est une forme d'appareil reproducteur répandue dans les groupes inférieurs de Dicotylédones, notamment dans la classe des Amentales. Ce n'est pas la seule qui réponde mal à l'idée éveillée par le mot fleur. Ce dernier appartient au langage courant, et les botanistes ne sauraient, sans en dénaturer le sens, l'approprier à la rigueur des termes techniques, à la précision nécessaire à toute science.

La partie essentielle de l'appareil reproducteur des végétaux, même des Phanérogames, est un organe homologue des sporanges et des spores ; elle est indépendante des portions accessoires, telles que les pétales, pour lesquelles l'usage a consacré le mot fleur. C'est pourquoi j'ai jugé nécessaire d'abandonner ce terme à la langue usuelle et de le remplacer en botanique par le mot gonelle et ses dérivés (1). Imitant Ad. Brongniart, qui nomme Amphigènes et Acrogènes les Cryptogames, selon qu'elles s'accroissent par *des points indéterminés de la périphérie* ou uniquement par *un sommet,* j'ai distingué deux degrés initiaux dans la différenciation de la gonelle : l'amphigonelle et l'acrogonelle, réservant le nom d'anthogonelle au degré supérieur caractérisé par la corolle. Dans le même sens, je nomme Amphigones, Acrogones, Anthogones, les familles dont l'appareil reproducteur atteint ces divers degrés d'évolution (Voir p. 179 et 180).

(1) Vuillemin, Les principes de la classification botanique. Classification des Dicotylédones, Haplogones, Anthogones (*C. R. Acad. Sc.*, t. CLXVII, p. 449, 477, 510, 1918).

Bien que l'on parle couramment de fleurs femelles, de fleurs mâles, de fleurs hermaphrodites, la sexualité est un phénomène indépendant de la reproduction. La plante dont la gonelle fait partie n'a pas de sexe propre. Elle provient d'un œuf ou zygote formé par la combinaison d'une cellule femelle et d'une cellule mâle. Ces gamètes sexués n'appartiennent pas encore à la plante, mais à des *avant-plantes* formées de cellules haploïdes. La plante elle-même est souvent désignée sous le nom de génération asexuée. Le mot génération est impropre, bien que consacré par une théorie célèbre ; mais il est exact que la plante n'a pas de sexe propre. C'est par un phénomène inductif héréditaire que les spores, les gonelles, parfois la plante entière, reflètent l'influence de la différenciation sexuelle des avant-plantes. Nous savons par expérience que les macrospores donnent des prothalles femelles, ou plutôt des avant-plantes qui porteront des gamètes femelles, que les prothalles mâles proviennent des microspores ; mais les caractères distinctifs des macrospores et des microspores, des fleurs, des plantes dites femelles ou mâles, ne sont pas en eux-mêmes des caractères sexuels ; nous reconnaissons seulement en eux la répercussion des différences sexuelles qui vont se manifester dans leurs produits, comme ils se sont habituellement manifestés de génération en génération. Il est donc nécessaire de distinguer des caractères sexuels directs de l'avant-plante les *caractères sexuels induits* de la plante, et en particulier de la gonelle.

La plante se compose non seulement de l'appareil reproducteur, mais aussi de l'appareil végétatif. Cependant il est souvent embarrassant de fixer la limite des deux appareils ; on a été jusqu'à voir dans la fleur une simple modification de la tige feuillée. Cette thèse repose sur une donnée exacte : même chez les plantes les plus élevées, des transitions s'observent entre l'appareil végétatif et l'appareil reproducteur, et les homologues de la tige et de la feuille manquent rarement à ce dernier. Mais elle méconnaît ce qui est essentiel dans la gonelle, en premier lieu les organes reproducteurs qui n'ont pas d'équivalent morphologique dans les pousses végétatives.

L'erreur vient de ce que l'on prend l'évolution à rebours, sous prétexte de procéder du connu à l'inconnu. Bien entendu, les débutants ont tout avantage à s'exercer d'abord à l'analyse des plantes supérieures, qui donne facilement des résultats ; mais, quand le botaniste possède des points de repère aux divers niveaux de la hiérarchie végétale, le travail de reconstitution synthétique devient fécond en suivant pas à pas les progrès de la différenciation.

En parcourant la série, on trouve à la base une plante homogène, aux dépens de laquelle se différencieront les membres divers qui composent soit l'appareil reproducteur, soit l'appareil végétatif. On aperçoit d'abord les homologues des sporanges et des spores en continuité avec des tissus stériles. Au début, ce corps rudimentaire, en contact immédiat avec le sporange, le soutient, le protège, le nourrit, sans constituer un appareil végétatif distinct de l'appareil reproducteur. Ainsi, dans le sporogone qui représente toute la plante des Muscinées, la soie n'est qu'un prolongement de la gonelle.

Dans la phylogénie de la plante, l'appareil reproducteur ne fait jamais défaut. L'appareil végétatif, primitivement confondu avec lui, s'en sépare avec les progrès de la différenciation. Il s'affranchit chez les plantes vasculaires dès l'apparition des racines, dont la discontinuité avec l'appareil reproducteur ne fait que s'accentuer.

La racine est le premier membre dégagé du corps amorphe de l'embryon des plantes vasculaires et la première partie de l'appareil végétatif individualisé. La différenciation de la racine entraîne celle de la portion ascendante. Les vaisseaux ont leur raison d'être dans l'organisation de la racine, et il est vraisemblable qu'ils ont apparu avec elle ; mais ils n'y restent pas confinés ; d'autres vaisseaux répartissent à travers toute la plante les liquides puisés par les racines.

Le tronc aérien vascularisé, devançant le sporange, devient robuste et cauliforme ; il constitue un second membre opposé à la racine. Cet axe ascendant, répondant à l'idée banale de tige, n'atteint pas d'emblée, comme la racine, son organisation définitive ; son évolution offre des degrés, parmi lesquels on distingue deux types principaux : le stipe et le caulome.

Au premier degré, il ne s'affranchit pas, comme la racine, de l'appareil reproducteur.

Le *stipe* n'est pas un axe monocentrique produisant d'autres unités équivalentes par bourgeonnement, par ramification vraie ; mais il divise souvent son extrémité par dichotomie ou par polytomie ; c'est un *axe polycentrique* à plusieurs sommets ou centres de croissance; ses branches sont, non de nouveaux stipes, mais des fractions de stipe ou *stipomères.*

Certaines de ces branches s'aplatissent en lames foliacées, parfois très amples et aussi aptes à puiser les aliments gazeux de l'atmosphère que les racines le sont à puiser les solutions du sol. Les frondes des Fougères et des Cycadées en fournissent un exemple. Les stipomères aplatis ne sont pas toujours aussi compliqués et ne répondent pas nécessairement à l'acception physiologique attachée au mot fronde ; pour rappeler qu'ils ont la même origine, la même valeur morphologique, nous les réunirons tous sous le nom de *frondomes.*

Les frondomes ne sont pas, dans le principe, des membres distincts ; comme les autres stipomères, ce sont des portions de l'axe divisé; comme eux, ils ont la propriété de se diviser à leur tour, habituellement par dichotomie. Cependant leur continuité avec le stipe s'obscurcit en raison de leur allongement restreint, de leur élargissement et de leur aplatissement ; rejetés de côté, les frondomes deviennent indépendants et prennent de plus en plus la valeur de nouveaux membres. Considérés dans leur rapport réciproque, le stipe est un axe; les frondomes sont des appendices.

Le stipe, caractérisé par la propriété de se diviser en un nombre indéterminé de sommets ou centres de croissance, est un axe polycentrique se continuant éventuellement par des frondomes.

Un nouveau pas dans la voie de la différenciation substitue au stipe le *caulome*, aux frondomes les *phyllomes*, c'est-à-dire un axe monocentrique et des appendices qui en sont distincts dès leur apparition. Le caulome et le phyllome sont susceptibles de se multiplier en formant des tiges ramifiées et des feuilles composées ; mais ils ne se divisent pas ; les prétendus exemples de dichotomie se rapportent soit à une dissociation

de membres concrescents, soit à la production de sommets de remplacement de part et d'autre d'un sommet atrophié.

La ramification vraie par bourgeonnement périphérique se lie à l'affranchissement précoce des appendices, au passage du frondome au phyllome. Tandis que la croissance de l'axe se concentre vers l'extrémité, des centres secondaires de croissance se développent à l'aisselle des phyllomes. La corrélation entre la feuille axillante et le bourgeon axillaire est telle qu'on n'a pas de raison de considérer la feuille plutôt que le rameau comme une dépendance de l'autre.

Les pousses composées de caulomes et de phyllomes simples ou ramifiés ont pris, avec les racines, une place prépondérante dans les plantes supérieures. Elles s'imposent si impérieusement à l'attention que plus d'un botaniste considère les parties de la plante répondant mal à leur définition comme quantité négligeable, comme des accessoires, comme des modifications accidentelles ou des excroissances des tiges et des feuilles. Les stipes et les frondomes, même les frondes, sont souvent méconnus ou envisagés comme des membres insuffisamment définis, sans intérêt pour l'étude des Phanérogames ; les organes directement consacrés aux fonctions reproductrices et sexuelles seraient des émergences de valeur morphologique indéterminée.

Toutes ces formes rudimentaires, dont la signification est inintelligible quand on prend pour terme de comparaison les membres les plus hautement différenciés, sont de précieux vestiges de l'évolution phylogénétique, persistant principalement dans l'appareil reproducteur. Avant de chercher à comprendre les divers aspects de la gonelle et l'évolution des Dicotylédones, il était indispensable d'apprécier la valeur propre de ces reliquats ancestraux et de rappeler comment les thalles reproducteurs, les stipes et les frondomes, les racines, les caulomes et les phyllomes, primitivement confondus dans la plante homogène, s'en sont peu à peu différenciés, par division ou par multiplication, en parties, en membres de plus en plus discontinus.

Ces membres, que l'on a pu nommer et définir d'après des caractères suffisamment tranchés, ne représentent pas tous

les stades de la différenciation de la plante primitivement homogène. La croissance intercalaire de l'axe produit des épaississements locaux, des émergences glandulaires ou protectrices dont la nature appendiculaire ou axile est aussi indécise que celle des formes intermédiaires entre le stipomère et le frondome. Ces émergences jouent un grand rôle dans l'amphigonelle, ainsi que nous le verrons à propos des disques, des ovaires et des cupules.

L'affranchissement de l'appareil végétatif suit la même progression que la différenciation générale de la plante.

Les stipes et les frondomes sont d'abord des dépendances des sporanges, qu'ils devancent peu à peu par accélération évolutive. Tant qu'ils portent des sporanges, ils font évidemment partie de la gonelle. Lorsque des frondomes stériles sont mélangés aux frondomes sporangifères, les précèdent ou alternent avec eux, il n'est pas possible d'en distraire aucun de l'appareil reproducteur. A part les racines, toute la plante d'une Fougère ou d'une Cycadée est une gonelle diffuse.

Chez toutes les Angiospermes, ainsi que chez beaucoup de Cryptogames vasculaires et de Gymnospermes, des pousses feuillées, formées d'un caulome et de phyllomes, s'ajoutent aux stipes et aux frondomes. La gonelle des Angiospermes devient le refuge des vestiges archaïques homologues des sporanges, des frondomes et du stipe. L'appareil végétatif y est formé presque exclusivement de racines et de pousses feuillées, ou plus précisément de caulomes et de phyllomes. Le stipe et les frondomes n'y persistent qu'au début dans la tigelle et les cotylédons, c'est-à-dire dans la plantule qui s'oppose à la plante définitive.

Toutes les pousses feuillées intercalées entre la plantule et les gonelles ne sont pas soustraites à l'emprise des organes reproducteurs. La plupart d'entre elles sont abandonnées avec les racines et la pousse embryonnaire à l'appareil végétatif. Mais l'axe de la gonelle porte presque toujours des phyllomes en même temps que des frondomes ; il tient à la fois du stipe par ceux-ci, du caulome par ceux-là. Tantôt ces phyllomes n'ont qu'une faible différenciation végétative

(carpelles, périgone, bractéoles) ; ils participent aux fonctions reproductrices ; la pousse entière appartient alors à la gonelle. Tantôt les phyllomes inférieurs sont de vraies feuilles, éventuellement accompagnées de bourgeons axillaires ; la gonelle n'est alors qu'une portion de pousse mixte, mi-reproductrice, mi-végétative.

Chez quelques Phanérogames inférieures, *Ephedra* parmi les Gymnospermes, *Casuarina* parmi les Angiospermes, la limite entre la gonelle et la tige feuillée ne peut pas être mieux tracée qu'entre la gonelle et le stipe frondifère des Cycadées.

En résumé, la partie fondamentale de toute plante est l'appareil reproducteur, formé d'une ou plusieurs gonelles, précoces ou tardives, composées constamment d'organes homologues des sporanges, souvent renforcées de frondomes et de stipes, de phyllomes et de caulomes. Ces annexes sont susceptibles de s'affranchir de la gonelle et de constituer avec les racines un appareil végétatif.

Dans la gonelle concentrée, acrogonelle ou anthogonelle, l'axe monocentrique ou pédicelle est terminé par un réceptacle d'où partent les frondomes et éventuellement des phyllomes protecteurs des organes reproducteurs.

L'amphigonelle ou gonelle diffuse est le degré inférieur de différenciation de l'appareil reproducteur des Dicotylédones. Le caractère de stipe reste prépondérant dans son axe polycentrique, dont la base indivise répond seule au pédicelle; chacun de ses sommets ne représente qu'une fraction de réceptacle que nous nommons *gonocline.* Chaque gonocline porte une fraction de gonelle que nous nommons *gonelette.*

L'amphigonelle ne se maintient qu'à la base des Dicotylédones ; c'est un élément de la diagnose de la classe des Amentales. Le chaton, le capitule, le glomérule de ces plantes sont des amphigonelles ; ce ne sont pas plus des fleurs que des inflorescences; ils diffèrent de l'inflorescence parce qu'ils n'ont pas plusieurs axes entiers, mais un seul axe divisé, de la fleur parce que la gonelle, au lieu d'être entière, est fractionnée en gonelettes ou gonelles partielles. La

gonelle diffuse se retrouve, moins constante, chez les dérivés immédiats des Amentales, tels que les Urticales.

La classe des Amentales nous fournit un matériel de choix pour étudier les principales modifications de l'amphigonelle et son passage à l'acrogonelle.

Les parties de l'amphigonelle sont des thalles reproducteurs, des frondomes qui les prolongent, des phyllômes et un axe qui sert de support à toutes les autres parties.

Les caractères sexuels, apanage des avant-plantes, n'appartiennent pas en propre aux gonelles, mais ils retentissent par induction de proche en proche sur les cellules reproductrices, les frondomes, la gonelette, parfois sur l'amphigonelle entière. C'est dans ce sens que nous envisagerons le sexe des gonelettes. Nous examinerons ensuite l'axe auquel se rattachent les pédicules, le disque, ainsi que les ovaires et les cupules, puis les frondomes mâles (étamines), les frondomes femelles (placenta ovulifère et stigmates), puis les phyllômes.

Bien que ce soient des émergences de l'axe, nous étudierons les ovaires avec les frondomes femelles, les cupules avec les phyllômes.

A la suite de cette analyse qui occupera la première partie, nous serons à même de discuter utilement dans la deuxième partie l'enchaînement des familles, leurs affinités, en un mot la phylogénie des Amentales. Bornons-nous pour l'instant à dire que nous concevons la classe des Amentales comme Endlicher concevait les Juliflores, dont nous faisons cinq ordres : Myricinées, Juglandinées, Salicinées, Casuarinées, Cupulifères ; seulement nous en détachons les Urticales et nous y ajoutons les Pipérinées et les Chloranthinées.

PREMIÈRE PARTIE

SEXE DES GONELETTES.

La gonelette est mâle quand elle a des étamines, femelle quand elle a des pistils, unisexuée quand elle renferme une seule sorte de ces éléments, hermaphrodite quand les deux sortes y sont réunies.

La gonelle est primitivement unisexuée. C'est la règle pour l'amphigonelle de la plupart des Amentales, y compris les Casuarinées.

Chez les Juglandacées, toutes les gonelettes d'un chaton sont en général de même sexe. Le genre *Platycarya* fait exception ; on n'y rencontre pas de chatons exclusivement femelles ; les gonelettes femelles occupent la base des chatons mâles au sommet ; tantôt tous les chatons sont androgynes, tantôt c'est seulement le terminal, les précédents étant mâles (1). Casimir de Candolle (2) y a même rencontré des gonelettes hermaphrodites. Chaque gonelette est précédée d'une bractéole ; si elle est mâle, on n'y voit pas d'autre appendice, sinon les étamines ; le pistil est flanqué latéralement de deux dents terminant chacune une côte adnée à l'ovaire, se dilatant en aile à la maturité. Dans les gonelettes hermaphrodites, C. de Candolle n'observe pas de nouveaux appendices ; mais des rudiments d'anthères se montrent sur les dents latérales. Il semble que les étamines sont représentées dans la gonelette femelle par deux filets habituellement stériles.

Des gonelettes hermaphrodites ont été rencontrées acci-

(1) C'est l'inverse chez quelques *Myrica*.

(2) Cas. de Candolle, Mémoire sur la famille des Jugland. (*Ann. Sc. nat.*, 4e série, t. XVIII).

dentellement par Casimir de Candolle dans les genres *Juglans*, *Carya*, *Engelhardtia*, par Eichler dans les chatons mâles de *Pterocarya*. Dans ces exemples, il y a addition de frondomes du sexe normalement absent.

Dans la famille des Choranthacées, nous avons des gonelettes unisexuées, monandres et monogynes (*Ascarina*, *Hedyosmum*), ou bisexuées (*Chloranthus*). Au temps où la gonelette était prise pour une fleur, celle des *Chloranthus* passait pour une fleur hermaphrodite. Cependant Cordemoy (1) la considérait comme une cime de fleurs unisexuées, semblables à celles des premiers genres. L'inflorescence se composait d'un axe de premier ordre, terminé par une fleur femelle et d'un axe de second ordre, terminé par une fleur mâle (*Chloranthus brachystachys*) ; il s'y ajoutait une paire d'axes de troisième ordre, terminés aussi par une fleur mâle imparfaitement développée (*Chl. inconspicuus*). Si nous prenons comme point de départ les genres unisexués, l'addition de frondomes du second sexe, accidentelle chez les Juglandacées, est habituelle, normale chez les *Chloranthus*. Mais, tandis que, chez les Juglandacées, la gonelette hermaphrodite n'a qu'un sommet occupé par le pistil autour duquel se rangent les étamines, chez les *Chloranthus*, les étamines ne sont pas symétriques, par rapport à l'axe du gonocline terminé par le pistil; les étamines et le pistil n'appartiennent pas à une même gonelette hermaphrodite, mais à plusieurs gonelettes unisexuées portées sur les branches de dichotomie ou de polytomie du gonocline, restant confluentes, par suite d'une partition incomplète. On ne saurait négliger le fait sur lequel repose l'opinion de Cordemoy ; mais il ne faut pas prendre une division de l'axe pour une multiplication, un groupement de gonelettes pour une inflorescence.

Le groupement des sommets de l'axe polycentrique aboutit, chez les Pipéracées, à la concentration du sommet femelle et des sommets mâles ; on y suit le passage des gonelettes unisexuées au groupe androgyne et à la gonelette hermaphrodite. Quelques *Piper* sont unisexués. Les *Peperomia* res-

(1) Cordemoy, Monographie du groupe des Chloranthées (*Adansonia* t. III, 1863).

semblent au *Chloranthus brachystachys* par le pistil précédé d'une seule étamine fractionnée en deux filets, terminés par une loge d'anthère ; seulement, chez le *Chloranthus*, les deux loges, encore écartées par le connectif, sont portées par un filet commun. Chez la plupart des Pipéracées, les étamines multiples sont rangées symétriquement autour de l'axe dont le sommet porte le pistil ; la concentration est complète ; la gonelette unifiée est hermaphrodite.

Les Cupulifères, qui ont une souche commune avec les Juglandinées, sont parfois hermaphrodites. Les Ulmacées, l'une de leurs familles les plus élevées, ont des gonelettes hermaphrodites ou du moins polygames. Dès la base de l'ordre, les Castanéacées présentent un rudiment d'ovaire dans quelques gonelettes mâles des genres *Quercus*, *Fagus* ; la polygamie se précise dans le genre *Castanea*.

Les Lacistémacées hermaphrodites rappellent les Salicacées par le disque, l'ovule, la placentation, les Chloranthacées par l'unique étamine à loges séparées par un large connectif, les Cupulifères par l'inflorescence.

AXE DE L'AMPHIGONELLE.

Selon que l'amphigonelle forme une pousse entièrement reproductrice ou une portion de pousse mixte, son axe est indépendant ou en continuité avec une tige végétative. Dans tous les cas, l'axe ou la portion d'axe qui lui appartient en propre est polycentrique, c'est-à-dire pourvu de plusieurs centres de croissance ou sommets provenant de division, non de multiplication par bourgeonnement. Cet axe unique, mais divisé, ne se ramifie pas comme une tige. Chaque centre de croissance, élargi ou bombé, fonctionne comme gonocline en donnant insertion à des frondomes, souvent à des phyllomes, dont l'ensemble forme une gonelette.

On ne confondra pas l'amphigonelle, qui a un seul axe polycentrique, avec une inflorescence qui a plusieurs axes monocentriques. Sans parler des cas où elles sont groupées en inflorescence sur une pousse différente (Cupulifères), les amphigonelles revêtent elles-mêmes l'apparence de divers

types d'inflorescence. Elles ont la forme d'un chaton ou d'un épi quand les sommets fertiles sont répartis tout autour d'un axe allongé, d'un capitule, quand ils le sont autour d'un axe raccourci, d'un glomérule, quand les sommets peu nombreux deviennent confluents à l'extrémité d'un axe court.

PÉDICULE DISTINCT DU PÉDICELLE ET DU PÉDONCULE.

Dans ce dernier cas et dans tous ceux où les gonoclines sont précédés d'une portion d'axe nue ou garnie seulement de bractéoles, cette portion est l'équivalent du pédicelle ou queue de la fleur qui précède le réceptacle. L'amphigonelle, comme les autres gonelles, est donc sessile ou pédicellée.

Les gonelettes en particulier sont sessiles dans la plupart des familles d'Amentales. Pourtant les exemples ne manquent pas, parmi les Salicacées, les Garryacées, les Castanéacées, les Ulmacées, de gonelettes soulevées par un support allongé : ce support, prolongement de l'un des sommets de l'axe polycentrique, ne doit pas être confondu avec le pédicelle, qui est la base indivise de cet axe ; nous le désignerons sous le nom banal de *pédicule*.

Chez les *Garrya* et les *Fagus*, les gonelettes mâles sont seules pédiculées. Le filament qui se dresse parfois au centre de la gonelette mâle du Hêtre est considéré comme un rudiment de pistil ; il ne peut représenter que le stigmate, portion de frondome et non l'ovaire. Les vraies gonelettes femelles ont un ovaire qui tient la place du pédicule des gonelettes mâles. L'ovaire des Amentales est produit, comme le pédicule, par un accroissement intercalaire de la base du gonocline. Nous en développerons plus loin les preuves, ne voulant pas séparer l'étude de l'ovaire de celle des frondomes femelles avec lesquels il constitue le pistil. Retenons seulement que, chez les *Fagus* et les *Garrya*, le pédicule mâle est exactement localisé comme l'ovaire.

Toutefois, l'accrescence du gonocline n'est pas nécessairement limitée à la production de l'ovaire ; le pédicule coexiste avec l'ovaire dans les gonelettes femelles des *Populus* et de quelques *Salix*, dans les gonelettes hermaphrodites des Ulma-

cées, rarement chez les Pipéracées (*Ottonia Jaborandi*) et les Cabombacées (*Saururus*), où, comme chez les Salicacées, le pédicule est libre ou adné à la bractéole.

Le pédoncule ou axe d'inflorescence n'appartient pas à l'amphigonelle, mais lui est subordonné dans le cas où les petites amphigonelles sont groupées sur un support commun.

La différenciation de l'axe qui produit les pédicules et les ovaires se traduit encore par l'émergence des cupules dont nous nous occuperons à la suite des phyllomes auxquels elles sont annexées, comme l'ovaire aux frondomes femelles.

DISQUE.

Des émergences sécrétrices dépourvues de faisceaux se dressent à la surface du gonocline immédiatement en dehors des organes sexuels mâles et femelles des Salicacées. Séparées ou confluentes en cupule ou en plateau, elles correspondent au disque des plantes supérieures. Les Lacistémacées hermaphrodites ont un disque épais et lobé. Nous ne pouvons rapporter qu'au disque les formations données par Eichler pour des bourgeons glanduliformes axillaires des bractéoles de la gonelette du *Comptonia asplenifolia*.

FRONDOMES MALES.

Chez les Amentales, les sacs polliniques ne sont pas isolés comme chez les Cordaïtes et les *Gnetum* : ils sont réunis par paires dans des loges d'anthère. Chaque étamine possède deux loges séparées en anthères uniloculaires ou accolées en une anthère biloculaire.

Les loges d'anthères sont primitivement séparées du sommet des branches de bifurcation d'un frondome dichotome. La scission est plus ou moins profonde ; elle atteint la base et divise le frondome en deux filets (*Peperomia*, *Corylus Avellana*) ; chez le Coudrier, les filets confluent parfois au voisinage de l'insertion ; leur concrescence est normale et ne cesse que sous les loges chez le *Corylus ferox* Wall, étudié par A. de Candolle ; elle est totale chez le *Corylus Davidiana* Baillon,

où les deux loges unies par un mince connectif forment une anthère biloculaire. Comme le *Corylus ferox*, le *Carpinus* a le filet bifurqué immédiatement sous les loges. Les Casuarinées, d'après J. Poisson, les *Betula,* se comportent de même, tandis que les *Alnus* ont des anthères biloculaires comme le *Corylus Davidiana.*

L'anthère biloculaire qui, chez les Pipéracées, les Bétulacées et les Corylacées, coexiste avec les anthères uniloculaires, est un témoin persistant de la dichotomie du frondome mâle.

D'autres Amentales fournissent des termes intermédiaires entre l'anthère uniloculaire et l'anthère biloculaire : le connectif élargi écarte les loges ou les dépasse, notamment chez les Chloranthacées, Cératophyllacées, Platanacées, Juglandacées. On remarquera l'analogie entre le *Chloranthus brachystachys*, qui n'a qu'une étamine à loges écartées, et le *Peperomia,* présentant dans la même position deux filets terminés par des anthères uniloculaires.

L'étamine des Amentales est un frondome muni de deux loges d'anthère séparées, écartées ou réunies en une anthère biloculaire, selon que les branches de bifurcation sont disjointes, cohérentes ou confondues. Elle a deux filets libres ou concrescents sur une étendue variable pouvant atteindre toute la longueur. Pas plus que les loges d'anthère, les filets séparés n'appartiennent à deux étamines ; ce sont les moitiés d'un même membre dichotome. L'étamine entière est simple et non double ; la séparation de ses moitiés n'est pas un dédoublement, mais une dimidiation ; c'est le résultat d'une division, d'une partition, d'une dichotomie, qui est le propre du frondome.

Il est inexact d'attribuer au *Peperomia* deux étamines ou une étamine dédoublée ; les deux filets surmontés chacun d'une loge d'anthère sont les fractions d'une étamine biloculaire.

La dimidiation, la bifurcation d'une étamine est le seul phénomène auquel convienne le nom de méristémonie, que l'on applique, par une regrettable confusion, à des phénomènes de concrescence entre plusieurs étamines.

La partition est indépendante du nombre des étamines réunies dans la gonelette. Les étamines des *Corylus* sont au nombre de quatre et orthogonales, qu'elles soient entières, bifurquées ou séparées en deux moitiés. Les étamines bifides du genre voisin *Carpinus* sont plus nombreuses ; le *Betula* n'en a que deux, tandis que l'*Alnus* a quatre étamines entières.

A ces cas de division, nous opposerons des exemples d'association empruntés aux Saules, dont les anthères sont biloculaires. Dans les espèces diandres, les filets sont souvent libres; ils sont unis dans une partie de leur étendue chez *Salix incana, rubra, Doniana,* jusqu'au sommet chez *Salix purpurea.* Dans ce dernier cas, les anthères adossées simulent une étamine quadriloculaire. Ces faits de concrescence sont exactement l'inverse de la méristémonie.

La concrescence et la dimidiation se combinent chez le *Chloranthus inconspicuus.* Trois frondomes aplatis, unis par les bords, portent chacun sur la face ventrale deux loges écartées par un large connectif. Dans chaque étamine latérale, la loge voisine de l'étamine médiane est frappée d'un précoce arrêt de développement.

L'androcée méristémone est rare en dehors des amphigonelles. La méristémonie s'accompagne de concrescence des filets chez les Cannellacées, les Malvacées, les Fumariacées. Cette coïncidence a accrédité la confusion de la gamostémonie avec la méristémonie. Tous ces cas s'éclairent par la comparaison avec les données fournies par l'androcée des Amentales. Comparons les Fumariacées avec le *Chloranthus inconspicuus.* Des quatre étamines d'*Hypecoum,* les transversales sont entières, à anthère biloculaire; les médianes ont des loges plus ou moins profondément écartées, alimentées chacune par une branche de bifurcation du faisceau du filet. Dans le reste de la famille, la scission atteint l'insertion des filets ; en même temps la concrescence unit chaque filet dimidié au bord de l'étamine biloculaire voisine ; elle s'étend jusqu'au voisinage du sommet (*Fumaria, Corydalis*), ou reste limitée à la portion moyenne du trajet (*Dicentra spectabilis*) ; elle fait défaut chez *Dicentra canadensis.* Ces diverses Fumariacées ont quatre étamines biloculaires, les transversales

entières, les médianes plus ou moins divisées ; éventuellement les moitiés séparées deviennent concrescentes avec les étamines entières.

Tandis que chacune des deux phalanges de l'androcée du *Fumaria* se compose d'une étamine entière à deux loges unies et de deux demi-étamines, l'unique phalange du *Chloranthus* se compose de trois étamines entières, dont les loges sont écartées et partiellement atrophiées. Les quatre loges développées dans l'étamine adulte n'ont pas la même provenance dans les deux cas ; si elles appartiennent toujours à trois étamines, deux de ces membres n'ont fourni qu'une de leurs moitiés dans le *Fumaria ;* ils se sont donnés tout entiers dans le *Chloranthus*, tels qu'ils étaient, c'est-à-dire avec une loge abortive. La concrescence accompagne une dimidiation complète de deux étamines chez le premier, une dimidiation peu accusée des trois étamines chez le second.

L'androcée des Phanérogames ne soulève pas de sérieuses difficultés d'interprétation quand on suit ses modifications à partir des groupes inférieurs, en s'appuyant sur les propriétés fondamentales du sporange, d'où dérivent les loges d'anthère, et du frondome, qui forme le reste de l'étamine. Les confusions, les hypothèses hasardeuses et contradictoires, les sophismes, les raisonnements illogiques qui obscurcissent ce chapitre de la botanique, tiennent au dédain de l'empirisme et à l'abus de la déduction dans une science qui doit prendre un solide point d'appui sur l'observation et la comparaison des faits avant de hasarder une généralisation ou d'émettre une hypothèse toujours sujette au contrôle d'une plus ample information.

Des idées courantes, des règles établies, des notions classiques, sont en contradiction avec plusieurs des propositions que nous venons de tirer de l'enchaînement des faits observés dans l'androcée des Amentales. Elles procèdent d'une erreur de méthode qui consiste non pas à remonter le cours de l'évolution (ce qui est parfois un procédé pratique), mais à prendre la série à rebours en faisant dériver les formes primordiales des formes avancées. La distinction est parfois délicate. Le progrès comporte aussi bien la suppression des complications

superflues que la différenciation de parties d'abord confondues ; les états avancés convergent par dégradation vers les états primitivement rudimentaires. Pour tirer parti de deux cas particuliers et juger leurs rapports, il est nécessaire de connaître déjà l'ensemble des cas auxquels ils peuvent être comparés ; il faut déterminer leur dérivation, leur filiation ; il faut découvrir la place des plantes auxquelles ils se rapportent dans une classification conforme aux règles de l'évolution.

L'application de cette méthode nous apprend que la paire de filets terminés chacun par une loge d'anthère diffère peu du prototype de l'étamine à sacs polliniques isolés dans des loges multiples, tel qu'il est conservé chez quelques Gymnospermes, tandis que l'étamine pourvue d'une anthère biloculaire en est fort éloignée.

L'anthère biloculaire nous est plus familière que les loges séparées. Ce n'est pas une raison suffisante pour considérer la première comme règle, les secondes comme exception, comme altération du type. La fréquence relative est une question quantitative ; elle prend un nouvel aspect, si l'on envisage, au lieu de l'ensemble des Dicotylédones, la classe des Amentales, qui est probablement la plus primitive, qui certainement a précédé au moins la majorité des autres.

La déhiscence des anthères d'Amentales s'opère par une fente longitudinale pour chaque loge ; elle est soit latérale, soit introrse, soit extrorse. Dans les loges isolées par division de l'étamine, elle est latérale. La déhiscence extrorse est indépendante de la longueur des filets, car les étamines sont fortement exsertes chez les Saules, modérément chez les Ormes ; elles sont incluses et subsessiles chez les *Myrica*. Il en est de même pour les étamines introrses. La position des lignes de déhiscence est déterminée par le développement inégal du connectif vers les deux faces. Elle est souvent indécise quand les loges sont écartées par un connectif élargi; elle tend à devenir introrse quand le connectif dépasse l'anthère et se replie sur elle comme un tégument ovulaire sur le nucelle.

Les divers types de déhiscence, passant de l'un à l'autre chez les Amentales, apparaissent comme des modifications

provoquées par le développement variable des parties accessoires telles que le connectif.

L'indécision qui se manifeste dans les groupes inférieurs fait place à la stabilité, quand les dispositions acquises au hasard d'accidents insignifiants se trouvent adaptées à des conditions spéciales d'existence. Les étamines introrses ou extrorses deviennent de bons caractères de familles et même de groupes plus étendus chez les plantes supérieures.

PISTIL. — AXOCARPE.

Tandis que les frondomes mâles (étamines) sont découverts, les frondomes femelles, comprenant les placentas ovulifères et les stigmates, sont plus ou moins tôt, plus ou moins complètement enveloppés dans un ovaire qui deviendra le fruit caractéristique des Angiospermes. La paroi ovarienne et les frondomes femelles constituent ensemble le pistil.

Le pistil est un tout hétérogène ; le sac gynogénique, équivalent du sac pollinique, est la partie primitive et essentielle ; le nucelle qui l'enveloppe, les téguments ovulaires, les placentas, les stigmates, font partie des frondomes ; dans son étroite symbiose avec l'ovaire, le frondome garde ses caractères propres ; le placenta n'est pas une émergence de la paroi ovarienne ; c'est plutôt l'ovaire qui est une annexe du frondome, surajoutée, chez les Angiospermes, à des formations d'origine cryptogamique.

L'ovaire n'appartient pas à ce reliquat des groupes inférieurs ; il procède de membres homologues de ceux qui constituent la tige feuillée ; il ne saurait avoir d'autre valeur morphologique que les phyllomes ou les caulomes, à moins qu'il ne procède de l'ébauche commune dont ces membres sont une différenciation. La part du caulome, reconnue par divers auteurs dans des cas particuliers, a fini par être négligée et même contestée.

Les raisons de cet ostracisme ne soutiennent pas la critique. S'il est exact que les phyllomes (carpelles) jouent un rôle prépondérant dans les ovaires les plus différenciés, on n'est pas en droit de juger nécessaire ce qui est habituel et moins encore

de fonder une interprétation des organisations inférieures sur des faits fournis par les organisations différenciées. C'est par une déduction abusive que l'on croit à la constance des carpelles chez les Angiospermes. On n'en a pas observé chez les Amentales. Dans les cas où l'on a cru fixer le nombre et la localisation de ces phyllomes imaginaires, les faits invoqués ont porté sur les stigmates, les placentas ou les ovules, c'est-à-dire sur des frondomes impropres à nous renseigner sur la valeur de l'ovaire.

Chez les Juglandacées, diverses Cupulifères (*Alnus*, *Corylus*, *Quercus*), les Casuarinées, les stigmates devancent l'ovaire ; ils se développent d'emblée au sommet dénudé du gonocline ; ce sont les branches de bifurcation précoce, simple ou répétée du frondome, dont la base deviendra le placenta central. A la suite de la pollinisation, le placenta prolifère et développe l'ovule ou les ovules. L'hypertrophie s'étend du frondome à son support ; le gonocline soulevé enveloppe l'ovule et refoule les stigmates préexistants ; l'ovaire ainsi constitué n'est qu'une émergence du caulome, un *axocarpe*.

La genèse de l'ovaire rappelle singulièrement la formation de certaines galles. L'influence du tube pollinique et du frondome hypertrophié sur le gonocline est comparable à l'action irritante des produits sécrétés par la femelle pondeuse et par la larve de l'*Andricus fecundator*. Le sommet végétatif d'une pousse de Chêne prolifère autour de la larve et l'enveloppe d'une poche semblable à l'ovaire que le gonocline du Noyer, par exemple, forme autour de l'ovule. Rien n'indique l'intervention de phyllomes dans la production de la galle du Chêne, ni de carpelles dans la production de l'ovaire des Amentales. Celui-ci est une extension de l'un des sommets de l'axe polycentrique, soulevé autour des frondomes qui accaparent la croissance apicale. Chez les Amentales, les carpelles sont inconnus ; l'ovaire est une émergence du caulome.

CLOISONNEMENT DE L'OVAIRE.

Comme les plantes plus avancées, les Amentales ont l'ovaire tantôt uniloculaire, tantôt pluriloculaire. On a posé

en règle que les cloisons de l'ovaire sont formées par les bords repliés et accolés des carpelles. Pour expliquer les cas rebelles à la théorie, on a décidé qu'il y avait des cloisons vraies et de fausses cloisons ; ce dangereux compromis est un aveu d'impuissance ; il reconnaît que le cloisonnement n'est pas nécessairement lié à la nature carpellaire de l'ovaire.

Les cloisons incomplètes des noix sont sans rapport avec le placenta central. Leurs rapports de position avec les deux stigmates varient : cloisons et stigmates sont médians (*Carya*), transverses (*Engelhardtia*) ; les cloisons sont médianes, les stigmates transverses (*Platycarya*) ; c'est l'inverse chez les *Juglans* ; les *Oreamunoa* ont des cloisons, tant médianes que transverses, d'où partent des expansions subdivisées entre les lobules de l'embryon. Indépendantes des frondomes et dénuées de caractères foliaires, ces émergences de la paroi ovarienne s'enfoncent dans les vides laissés par le développement irrégulier de l'embryon ; ce sont des hypertrophies locales de la surface du caulome déprimé.

Les cloisons de l'ovaire des Juglandacées ont leur pendant dans les saillies qui plongent à l'intérieur de galles de diverse nature morphologique causées par des *Eriophyes* au sommet de l'inflorescence du *Galium verum*, dans les bourgeons floraux de *Spiræa crenifolia*, sur les limbes étalés de *Corylus Avellana*, dans des dépressions en sac des feuilles de divers *Salix* (1).

D'ordinaire, le cloisonnement de l'ovaire va de pair avec la multiplication des ovules et la partition du placenta. Le cas des Juglandacées montre que cette concordance n'est pas nécessaire. Les placentas, entraînés sur les parois de l'ovaire, font saillie dans la cavité ; sans rejoindre l'axe, ils ébauchent déjà un cloisonnement chez les Gymnothécées, tribu des Pipéracées, les Lacistémacées, les Salicacées.

Chez les Cabombacées, la séparation des placentas s'effectue par un procédé différent du cloisonnement. Le gonocline envoie une enveloppe distincte autour de chacun d'eux ; l'ovaire de chaque pistil partiel n'est pas plus un carpelle

(1) Ces exemples sont illustrés par C. Houard, Les Zoocécidies des plantes d'Europe et du bassin méditerranéen, Paris, A. Hermann, 1908-1909, fig. 1224, 752-753, 213, 192-193.

que la portion d'ovaire de Pipéracée terminée par un stigmate. Les galles présentent des phénomènes analogues, par exemple les cécidies provoquées par l'*Asphondylia punica* à l'extrémité des tiges de l'*Atriplex Halimus* (1).

Chez les Balsamifluées, le pistil est cloisonné à la base, apocarpe au sommet.

Le cloisonnement est incomplet chez les Bétulacées et les Corylacées ; il est déterminé par le placenta entraîné sur les parois de l'ovaire avec ses deux ovules le plus souvent réunis sur la face antérieure, parfois (chez quelques *Corylus*) répartis sur chaque face. Il est complet chez les Castanéacées.

Plus ou moins complet, le cloisonnement de l'ovaire des Amentales n'exige pas l'intervention de phyllomes et ne démontre pas l'existence de carpelles.

DÉHISCENCE DU FRUIT.

Le fruit des Amentales est le plus souvent indéhiscent. Quand il s'ouvre par des fentes longitudinales, la position des lignes de déhiscence est déterminée par des phénomènes d'ordre mécanique, généralement entre les cloisons chez les Juglandacées, entre les placentas chez les Salicacées. Elle n'a point de relation fixe avec celle des stigmates ; les lignes de déhiscence alternent avec les stigmates (*Carya*) ou leur correspondent, soit dans le plan médian (*Juglans*), soit dans le plan transverse (*Platycarya*). Parmi les Salicacées, où les lignes de déhiscence sont transverses, les stigmates sont tantôt transverses (*Salix alba*), tantôt médians (*Salix caprea*), tantôt bifurqués en branches subdiagonales (*Populus*).

Pas plus que la position des stigmates, celle des lignes de déhiscence du fruit ne fournit d'indication sur la limite des carpelles, ni d'argument en faveur de l'existence de phyllomes dans l'ovaire des Amentales.

FRONDOME FEMELLE.

Le frondome femelle des Amentales est différencié en trois organes : les stigmates, les placentas et les ovules. Chacun

(1) C. Houard, *loc. cit.*, fig. 653-654.

d'eux remplit une fonction importante, qui justifie son maintien chez toutes les Angiospermes, réserve faite pour de rares modifications accidentelles. Mais le rôle de l'ovule est le plus essentiel, puisqu'il est le lieu de formation des organes sexuels. Le placenta qui porte et nourrit les ovules n'est qu'un intermédiaire utile. Les stigmates collecteurs du pollen ne sont pas indispensables, puisqu'ils sont inconnus en dehors des Angiospermes.

En général, le développement de ces parties est d'autant plus accéléré qu'elles sont moins essentielles ; les stigmates devancent les placentas, ceux-ci les ovules. Bien qu'ils appartiennent aux mêmes frondomes, les placentas ovulifères et les stigmates se disjoignent fréquemment pour se localiser aux points favorables à l'exercice des fonctions intérieures des premiers, extérieures des seconds.

Branches de division du sommet de l'axe fonctionnant comme stipe, les frondomes femelles apparaissent au sommet du gonocline ; les branches stigmatiques, rapprochées à la base quand elles devancent l'apparition de l'ovaire, participent à la croissance intercalaire qui produit la cavité ovarienne. Leurs bases s'écartent pour suivre la paroi et émerger toujours de l'orifice ovarien.

Dans le cas le plus primitif, le placenta les abandonne et reste central (Myricacées, Juglandacées, Pipérées). Tout en maintenant son indépendance, il peut s'allonger à l'intérieur de l'ovaire et s'élargir en une fausse cloison placentaire, ovulifère, perpendiculaire à la direction des stigmates (Casuarinées, Ulmacées). Ailleurs le placenta devient pariétal comme la base des stigmates ; ses branches suivent la même direction (*Salix Capræa*) ou, plus souvent, alternent avec les stigmates (*Salix alba*, Gymnothécées, Cupulifères).

L'ovule a généralement deux téguments ; il n'en a qu'un chez les Juglandacées, les Julianiacées, les Corylacées, les Bétulacées, les *Peperomia* parmi les Pipéracées, les Cératophyllacées. Malgré la persistance du micropyle, le tube pollinique pénètre par la chalaze chez les Juglandacées et les Casuarinées ; il perfore le tégument chez les Bétulacées et les Ulmacées.

L'ovule dressé sur le placenta demeuré central est droit (Myricacées, Juglandacées, Pipérées). Les ovules sont encore droits, mais pendants sur le placenta pariétal (Chloranthacées, Platanacées, Cératophyllacées, Gymnothécées) ; ils restent droits chez quelques Cabombacées (*Saururus*, *Lactoris*), mais deviennent anatropes, sauf arrêt de développement, chez d'autres représentants de cette famille (*Brasenia*, *Cabomba*). Le plus souvent, les placentas pariétaux portent des ovules anatropes ou hémianatropes (Garryacées, Balanopsées, Julianiées, Balsamifluées, Leitnériacées, Salicinées, Cupulifères, Lacistémacées).

Les Casuarinées ont un placenta d'abord central et rectovulé. Entraînés sur la face de la cloison placentaire, les ovules simulent la forme hémianatrope.

Les graines dépourvues de réserves extérieures à l'embryon se trouvent chez les Myricacées, Juglandacées, Casuarinées, Cupulifères, Salicinées, Cératophyllacées, en un mot à tous les niveaux de la classe des Amentales.

L'albumen charnu est habituel dans les deux ordres inférieurs des Chloranthinées et des Pipérinées. Dans ce dernier, il est renforcé d'un périsperme amylacé. Un tel luxe de réserves, exceptionnel parmi les Angiospermes, inconnu dans les familles avancées, est sans doute un expédient de médiocre valeur pour remédier à la faiblesse initiale de l'embryon. Parmi les familles rattachées aux Chloranthinées, l'albumen est abondant chez les Chloranthacées, les Liquidambarées, restreint jusqu'à suppression chez les Platanacées et les Leitnériacées, nul chez les Cératophyllacées. L'albumen abondant des Lacistémacées est, avec la structure de l'androcée, l'hermaphrodisme, un argument en faveur de ses affinités avec les Chloranthacées ; mais l'appareil végétatif, le pistil, sont tout différents. Ce dernier fait songer aux Cupulifères, mais leur disque fait pencher la balance en faveur des Salicinées. Chez les Amentales, l'albumen n'apparaît pas comme un caractère de supériorité.

L'albumen et l'ovule anatrope nous ont fait hésiter à rattacher les Garryacées et les Balanopsées aux Myricinées. Toutefois, nous ne leur trouvons pas une place mieux justifiée.

PHYLLOMES.

On trouve des phyllomes tant sur l'axe allongé que sur les gonoclines, qui en sont les sommets multiples, de même que, dans les acrogonelles et les amphigonelles, on en trouve sur le pédicelle et le réceptacle, qui en est l'unique sommet. Parmi les appendices du gonocline, les uns sont voisins de sa terminaison, et étroitement associés aux frondomes reproducteurs ; ce sont des écailles parfois herbacées, semblables à des sépales. Qu'ils soient isolés ou groupés en un ou plusieurs verticelles, ils sont homogènes ; leur ensemble constitue un périgone, et la gonelette revêtue d'un périgone simple ou double est homochlamydée (1). En l'absence de périgone, la gonelette est nue. Les autres appendices du gonocline sont extérieurs à la gonelette ; ils forment autour de la gonelette isolée ou du groupe de gonelettes un péricline (2). Les écailles du péricline, tassées autour de chaque sommet, sont de même ordre que les écailles disséminées ou disposées suivant une hélice enroulée autour de la portion allongée de l'axe. Van Tieghem considère les unes et les autres comme des bractées de divers ordres. Le nom de bractée étant réservé au phyllome à l'aisselle duquel naît l'axe polycentrique, dans le cas où l'amphigonelle forme la totalité de la pousse, il n'y a pas plus de bractées que de bourgeons à l'intérieur de la gonelle, à moins qu'elle ne soit adultérée par l'intrusion de l'appareil végétatif. Les phyllomes qui constituent le péricline ou garnissent l'axe allongé, tous ceux en un mot qui appartiennent en propre à l'amphigonelle, en dehors du périgone, sont des bractéoles.

GONELETTES NUES.

Les gonelettes les plus inférieures sont nues. C'est la règle chez les Pipéracées, les Salicacées. La question n'est pas

(1) Le terme classique monochlamydé sacrifie le caractère essentiel, l'homogénéité, à la simplicité numérique, qui est inconstante.

(2) Le péricline des Amentales n'est pas homologue du péricline des Composées ; ce dernier est un involucre extérieur aux gonelles ; le premier fait partie de l'amphigonelle ; mais ce terme, n'ayant pas une acception morphologique, peut sans confusion désigner deux organes analogues.

tranchée pour les Cératophyllacées et les Platanacées. Chez ces dernières, Clarke rapporte les écailles entremêlées aux étamines et aux pistils, partie au périgone, partie aux bractées ; la distinction n'est pas claire. Les gonelettes mâles des Myricacées, des Chloranthacées, des Balsamifluées, les gonelettes femelles des Casuarinées, sont nues. Les gonelettes nues sont inconstantes chez les Myricacées et Chloranthacées femelles, les Juglandacées mâles (*Carya, Platycarya*), les Cabombacées hermaphrodites (*Saururus*), les Cupulifères (Bétulacées femelles, Corylacées mâles).

GONELETTES HOMOCHLAMYDÉES. — PÉRIGONE.

Les phyllomes des Amentales ne sont pas concrescents avec les frondomes ; les périgones périgynes ou épigynes se dégagent de l'ovaire, dont nous reconnaissons la nature caulinaire, et leurs faisceaux envoient des traces dans cet organe axile où ils peuvent rencontrer les traces des frondomes et confluer avec elles.

Libres de connexions directes avec les organes sexuels, les écailles du périgone ont avec eux des rapports de position. Ces rapports ne sont pas nécessaires, car les frondomes, différant des phyllomes par leur nature et leur origine ne sont pas assujettis, dans le principe, aux mêmes règles phyllotaxiques. Ils s'y plient secondairement par suite des besoins d'une nutrition commune et de la répartition des voies conductrices, notamment des faisceaux libéro-ligneux.

En cas d'isomérie, les sépales sont le plus souvent superposés aux étamines (*Alnus, Betula alba, Ulmus, Quercus, Chloranthus brachystachys*). Les étamines alternisépales se rencontrent chez les Julianiées, les Garryacées, chez les Platanacées, suivant l'interprétation contestable de Clarke. Il semble que les sépales ont apparu comme écailles protectrices des frondomes, de même que, chez les Lycopodinées, d'après Lignier, les *phylloïdes* (1) sont d'abord des appen-

(1) Lignier, ayant démontré que les frondes sont primitivement des portions aplaties de l'axe fractionné, pensait que les feuilles dérivent des frondes par une individualisation de plus en plus précoce à l'égard de l'axe. Il reconnais-

dices protecteurs des sporanges ou plus généralement des points végétatifs de l'axe polycentrique.

Par rapport à l'ovaire, le périgone est d'ordinaire épigyne avec deux (Garryacées), trois (*Hedyosmum*), quatre (Juglandacées, Liquidambarées), six (Castanéacées) sépales. Il est hypogyne dans des familles relativement avancées et hermaphrodites (Cabombacées, Lacistémacées). Le périgone des Myricacées est d'abord hypogyne ; l'accroissement intercalaire du caulome ovarien s'effectue au-dessous de son insertion, en sorte qu'il devient périgyne en même temps que les bractéoles.

L'unique sépale des *Chloranthus* est périgyne ; il s'insère sur la paroi de l'ovaire immédiatement sous l'étamine unique (*C. brachystachys*), ou accompagnée de deux étamines latérales (*C. inconspicuus*). Dans les gonelettes bisexuées, l'androcée a les mêmes rapports avec l'ovaire que le périgone. Il est, comme lui, hypogyne chez les Cabombacées et les Lacistémacées, périgyne chez les *Chloranthus*. Il l'est également dans les gonelettes nues des *Gymnotheca*. On se base sur ce fait pour soutenir les affinités des Pipéracées avec les Juglandacées, les Myricacées, les Chloranthacées et autres familles dont le périgone s'insère sur la paroi de l'ovaire, en un mot avec les Amentales inférovariées.

Qu'il soit épigyne, périgyne ou hypogyne, le périgone se fixe toujours sur le gonocline directement et sans l'intermédiaire de phyllomes carpellaires inexistants chez les Amentales.

Le périgone des Amentales a les caractères morphologiques et physiologiques du calice. Les pièces qui le constituent ont pourtant des relations plus intimes avec les frondomes sexués que les sépales des plantes plus avancées dans la série de la différenciation. Elles sont habituellement superposées, non seulement aux étamines, mais aussi aux stigmates.

Les étamines consécutives au périgone et épisépales sont

sait néanmoins que, dans des groupes très archaïques, certaines écailles apparaissent d'emblée comme appendices; mais il les croyait sans avenir et en formait une catégorie à part sous le nom de *phylloïdes*. J'adhère à la théorie de Lignier en ce qui concerne les frondes ; mais j'estime que ses phylloïdes sont déjà des phyllomes, précurseurs des feuilles qui en représentent le type accompli.

encore répandues parmi les Acrogones chez les Urticales, dérivés immédiats des Amphigones ; elles disparaissent à mesure que les phyllomes imposent l'arrangement phyllotaxique et la règle d'alternance des verticilles aux frondomes.

Le périgone présente primitivement les mêmes relations avec le frondome femelle qu'avec l'étamine. Il apparaît sous forme d'écailles protectrices des stigmates auxquels ses pièces sont superposées en même nombre (*Myrica cerifera*, *Garrya*, *Castanea*). Chez le Châtaignier, trois stigmates sont moins développés que les trois autres, ou même en partie avortés; néanmoins les six sépales persistent ; il en est de même chez les *Fagus*, *Quercus*, où le nombre des stigmates ne dépasse pas trois. Les Juglandacées ont deux stigmates et quatre sépales.

Au cours de la phylogénie, tandis que d'autres phyllomes extérieurs aux organes sexuels constitueront une enveloppe florale indépendante, les sépales épigynes contracteront des connexions plus étroites avec le frondome femelle ; prenant la place de l'émergence caulinaire qui formait l'ovaire des Amphigones, ou tout au moins la refoulant vers la base, les phyllomes qui formaient le périgone des Amentales assumeront le rôle dévolu primitivement à l'axocarpe ; ils deviendront des carpelles concrescents avec les placentas. Le périgone épigyne des Amphigones est le précurseur des phyllomes carpellaires, dont il est l'homologue.

PÉRICLINE.

Tous les phyllomes de l'amphigonelle insérés plus bas que le périgone sont des bractéoles. Le péricline est formé de l'ensemble des bractéoles tassées autour d'une gonelette isolée ou d'un groupe de gonelettes confluentes ; chacune d'elles est homologue des bractéoles espacées le long de l'axe allongé ; nous nommerons les premières bractéoles *périclinales*, les secondes bractéoles *apoclinales*. Sauf chez l'*Hedyosmum* mâle et les Cupulifères, à l'exception des *Quercus*, une bractéole précède immédiatement le gonocline ; elle est intermédiaire entre les bractéoles apoclinales et les bractéoles périclinales ; on l'appellera *proclinale*.

Placées à la limite de la portion commune de l'axe polycentrique et du gonocline qui en représente un sommet, les bractéoles proclinales ont été prises pour des bractées portant à leur aisselle un bourgeon floral. C'est une double erreur. Le gonocline n'est pas l'axe d'une nouvelle pousse ; la bractéole ne porte pas de bourgeon axillaire ; elle n'a avec le gonocline qu'un rapport de contiguïté, qui n'est même pas toujours étroit (Pipéracées, etc.). La bractéole proclinale est souvent concrescente avec les bractéoles périclinales; d'une façon plus générale, elle offre avec elles les mêmes rapports que les pièces successives du péricline contractent entre elles. Étant donnée l'homologie de toutes les bractéoles que nous ne subdivisons que pour la commodité de la description, nous pouvons, sans scrupule morphologique, rattacher la bractéole proclinale au péricline et la considérer comme la première bractéole périclinale et la plus constante.

Le péricline manque aux gonoclines mâles des *Carpinus*, il est réduit à la bractéole proclinale chez les *Quercus*, *Myrica Gale*, *Platycarya* mâles, chez les Salicacées des deux sexes, l'*Hedyosmum* femelle, les *Chloranthus*, les Pipéracées bisexuées. Il a deux bractéoles chez les *Ulmus* et les *Betula*, les *Corylus* mâles, trois chez la plupart des Myricacées, Juglandacées, Casuarinées, les Lacistémacées, quatre chez les *Alnus*, six chez les Corylacées femelles. Les pièces dont on discute l'attribution au périgone ou au péricline sont en nombre indéfini chez les Platanacées et les Cératophyllacées.

Les gonelettes femelles des Castanéacées, isolées (*Quercus*), associées par paires (*Fagus*), en plus ou moins grand nombre (*Castanea*), sont enveloppées d'une cupule garnie d'écailles, de pointes ou de tubercules qui appartiennent à un péricline à multiples bractéoles.

La valeur morphologique des appendices de la cupule ressort de quelques comparaisons. L'amphigonelle mâle ou polygame des *Castanea* n'a pas de cupule ; le péricline comprend, après une paire antérieure de bractéoles dont la bractée couvre légèrement le bord interne, quatre groupes subdiagonaux d'écailles plus petites ; chaque groupe en contient un nombre variable, souvent moindre en arrière qu'en avant.

Nous retrouvons ces quatre groupes dans les piquants disposés sur les quatre valves diagonales de la cupule, en dehors de laquelle les deux premières bractéoles du péricline restent libres. Chaque valve diagonale hérissée de la cupule de *Fagus* est précédée d'une des écailles libres, dont la paire antérieure est précédée de la bractée. Cette dernière est seule libre devant la cupule des *Quercus*, tout le péricline étant soulevé par la cupule et tantôt réduit à des tubercules, tantôt formé de lamelles gardant l'aspect typique des bractéoles, par exemple dans le Chêne Vélani.

Quel que soit le nombre des bractéoles qui le compose, le péricline est unique pour chaque groupe de gonoclines confluents, comme pour le gonocline isolé. Il occupe généralement toute la périphérie. Les six bractéoles des Corylacées forment deux triades transverses, écartées (*Corylus*) ou séparées (*Carpinus*), comme les gonoclines. Tandis que les fruits mûrissent, la triade voisine de chacun d'eux grandit ; ses pièces confluent à la base en une lame tripartite qui revêt latéralement le fruit (*Carpinus*) ou en un sac herbacé à bords laciniés qui l'entoure (*Corylus*). L'enveloppe individuelle de la noisette est une portion du péricline commun aux pistils juxtaposés. Au début du développement, les six écailles espacées jalonnent une clôture commune aux deux ovaires contigus ; les deux premières restent petites (*Corylus Avellana*) ou avortent (*C. tubulosa*). Tandis que la croissance du gonocline écarte les ovaires et les groupes correspondants de bractéoles, celles-ci s'étendent en longueur et en largeur ; leurs bases, réunies par la croissance intercalaire, forment un cercle continu autour de chaque fruit. Le partage du péricline en deux sacs est un fait secondaire, un accident tardif, survenu au cours du développement ; il ne se produit pas nécessairement. Quand l'écartement des ovaires est insuffisant, les quatre bractéoles internes confluent, et les sacs ont une cloison commune sur la médiane; parfois même les bords internes de chaque paire, au lieu de s'unir entre eux, s'unissent aux bords correspondants de la paire opposée, et l'on a deux noisettes dans un seul sac.

CUPULE.

Les vues les plus contradictoires ont été énoncées au sujet de la valeur morphologique de la cupule. Dans son magistral traité de botanique, Van Tieghem, au chapitre de la morphologie de la fleur, la définit comme une excroissance de la couche périphérique du pédicelle ; au chapitre des Cupulifères, il y voit un produit de la concrescence des bractées. En réalité, l'excroissance périphérique de l'axe de l'amphigonelle qui forme la partie fondamentale de la cupule englobe la base des bractéoles, parfois même de la bractée, qui en sont des annexes habituelles.

La cupule procède de l'axe, c'est incontestable. Mais il serait vain de discuter si elle lui reste assez intimement subordonnée pour garder elle-même la valeur d'un axe, ou si elle s'en affranchit suffisamment pour constituer un appendice. Nous n'avons pas de raison de l'homologuer à un membre défini comme stipe ou caulome, plutôt qu'à un membre défini comme frondome ou phyllome. Au lieu de proposer une solution arbitraire d'un problème dont les données sont insuffisantes, nous laisserons la cupule en dehors des cadres arrêtés de l'anatomie, et nous y verrons une émergence de l'axe de l'amphigonelle.

C'était déjà l'opinion de Baillon (1). Seulement il est préférable de ne pas confondre, comme il le faisait, la cupule avec le disque, qui est aussi une émergence, mais surtout un organe sécréteur.

A. Lendner (2), après Celakovski (3) et Palibine (4), défend la nature axile de la cupule des Fagacées. Ses arguments, empruntés surtout à la tératologie, confirment que les lobes de la cupule ne sont pas des bractéoles, mais des prolongements du gonocline bifurqués devant chaque ovaire supplémentaire comme devant chaque ovaire normal.

(1) Baillon, Adansonia, t. XII, 1875.
(2) Lendner, Sur la cupule des Fagacées (*Bull. Soc. Bot. de Genève*, 2e série, t. VIII, 1916).
(3) Celakovski, *Pringsh. Jahrb.*, t. XXI, 1890.
(4) Palibine, *Bull. Soc. bot. de Genève*, 2e série, t. I, 1909.

La cupule est, comme l'ovaire des Amentales, une émergence de l'axe.

Les appendices de la cupule sont des phyllomes appartenant au péricline. Tout le péricline est consacré à la cupule des *Quercus*, à la cupule entière ou plus souvent fractionnée des *Corylus*. Quelques bractéoles péricLinales restent en dehors de la cupule des *Fagus*, *Castanea*.

L'empâtement formé par les bases concrescentes des phyllomes, d'autant plus épaissi que les portions libres sont plus réduites, contribue à agrandir la cupule ; il n'en représente pas la portion fondamentale. La cupule est essentiellement une émergence du stipe. Sa genèse résulte d'un processus de même ordre que celle de l'ovaire. Chez plusieurs Castanéacées, les matériaux attirés par la nutrition intensive du sommet ne sont pas épuisés par le développement du pistil ; refluant autour de l'ovaire, ils amènent la prolifération du gonocline.

De même que l'ovaire, la cupule, considérée dans sa partie essentielle, trouve son pendant parmi les galles. Sous la capsule qui renferme la larve d'*Andricus fecundator*, la tige de Chêne s'épaissit en disque charnu couvert d'écailles dans sa moitié supérieure ; c'est une cupule étalée.

La nature caulinaire de la cupule des Chênes ressort encore de celle des galles provoquées par les Cynipides, indifféremment sur la tige, l'axe de l'amphigonelle ou la cupule de diverses espèces de *Quercus*.

La cupule des *Corylus* se distingue de celle des Castanéacées par une émergence caulinaire beaucoup moins développée que les appendices. L'empâtement formé par la croissance intercalaire de l'axe envahit les bractéoles dans leur portion inférieure ; quand les deux noisettes sont enveloppées dans un sac commun, l'unité de la cupule est manifeste ; dans le cas plus fréquent où le péricline forme deux sacs envahis séparément par l'extension de l'émergence caulinaire, celle-ci n'en est pas moins unique à la base ; on n'a pas deux cupules, mais une cupule bifurquée, dont chaque branche s'unit à un demi-péricline.

Chez les *Carpinus*, les branches de bifurcation de l'axe, qui soulèvent chaque moitié du péricline et la gonelette cor-

respondante, s'allongent au lieu de s'épaissir ; la cupule est remplacée par un pédicule ; les bractéoles concrescentes en deux cornets trifides restent minces.

L'écaille trifide des *Betula* n'a qu'une analogie superficielle avec les deux demi-péриclines transverses de l'amphigonelle des Corylacées. Unique et médiane, elle est placée devant les trois gonelettes mâles ou femelles ; elle résulte de la concrescence du péricline réduit à deux bractéoles avec la bractée. L'extrême condensation de l'inflorescence entraîne l'avortement de la moitié postérieure de l'amphigonelle adossée au pédoncule commun. Cet état persiste dans l'amphigonelle mâle. Au cours de la maturation, l'épaississement de l'axe femelle envahit les appendices ; il en résulte une écaille coriace dans laquelle on distingue trois parties : une base atténuée correspondant au pédicelle, un bord dont les découpures attestent la participation des phyllomes, entre les deux un empâtement formé par une émergence du caulome, étendu du sommet du pédicelle à la portion inférieure des appendices, en un mot homologue de la cupule. Ce n'est qu'une demi-cupule ou plutôt une cupule développée seulement, comme ses appendices, dans la moitié antérieure.

L'Aune diffère du Bouleau sur des points d'importance secondaire ; le péricline a quatre bractéoles, d'abord libres, puis, dans l'inflorescence femelle, concrescentes avec la bractée et entre elles, enfin envahies par un épaississement et une lignification qui les confondent avec la cupule en une écaille rigide dont le large sommet est à peine mamelonné.

CUPULE CONCRESCENTE A L'OVAIRE.

Parmi les Amentales inférieures aux Cupulifères par l'ovule droit, isolé, développé tardivement au centre du gonocline (Myricacées, Juglandacées), on ne connaît pas d'organe séparé sous forme de cupule. Quelques faits permettent de rechercher dans le fruit une émergence homologue de la cupule, concrescente à l'ovaire et sortie de l'axe au-dessous de lui.

Chez les *Carya*, le brou se sépare à la maturité en quatre valves, comme la cupule du Châtaignier ou du Hêtre ; elles

répondent aux trois bractéoles et à l'unique sépale épigynes. Pour Eichler, elles pourraient représenter ces quatre phyllomes concrescents à l'ovaire ; il ne pouvait aller plus loin sans mettre en question la théorie foliaire de la fleur, qui est pour lui un article de foi. N'ayant pas ce scrupule, j'admettrai bien une concrescence, mais entre deux émergences de l'axe, l'une ovarienne, l'autre cupulaire. La concrescence est si intime qu'il n'est pas possible de tracer une limite entre l'ovaire et son revêtement ; rien ne prouve qu'elle coïncide avec le changement de texture qui distingue la noix du brou, la coque ligneuse appelée souvent endocarpe de l'enveloppe charnue nommée épicarpe. Leur séparation tardive, de même que la déhiscence, bivalve dans la coquille, quadrivalve dans le brou, est un phénomène mécanique sans rapport avec la distinction primitive des membres, ou tout au plus favorisé par la moindre résistance des tissus dans les lignes prolongeant l'intervalle qui les sépare.

C'est plutôt au début du développement que l'on distinguera de l'ovaire le revêtement susceptible d'être attribué à une cupule concrescente. Dans le jeune fruit l'*Engelhardtia*, ce revêtement s'arrête à quelque distance du périgone épigyne, en formant un bourrelet libre en arrière, prolongé en avant par la bractéole proclinale, latéralement par les bractéoles péricinales. L'enveloppe sous-jacente à ce bourrelet ressemble à la cupule par ses caractères propres et par ses connexions avec le péricline ; elle en diffère seulement par sa concrescence avec l'ovaire.

Dans le Noyer, le bourrelet précède immédiatement le périgone et entraîne à son sommet deux dents latérales qui appartiennent au péricline ; la bractéole proclinale reste libre vers la base. On serait tenté d'assigner la même valeur aux dents latérales qui se détachent à mi-hauteur sur les flancs de l'ovaire de *Platycarya* à l'extrémité de contreforts qui seraient des fragments de cupule concrescente. La staminisation de ces appendices, constatée par Cas. de Candolle, nous a engagé à les rapporter à l'androcée ; l'absence de bractéoles transverses dans les épis mâles des *Platycarya* corrobore cette appréciation.

La même difficulté est soulevée par les Myricacées ; ce n'est pas sans une mûre réflexion que nous l'avons résolue différemment. Chez les *Myrica*, l'ovaire est aussi flanqué de deux contreforts terminés en pointe, même chez le *Myrica Gale*, où les étamines ne sont pas accompagnées de bractéoles transverses ; mais les contreforts apiculés sont les mêmes dans cette espèce et chez *Myrica cerifera*, etc., où les bractéoles sont constantes dans les chatons mâles. Les caractères de phyllomes sont incontestables, car les bractéoles transverses se développent en ailes. Eichler croit même trouver des bourgeons à leur aisselle chez le *Comptonia asplenifolia*; il s'agit seulement de glandes appartenant à un disque. Or, chez les Amentales, le disque se développe en dehors des organes sexuels, jamais en dedans. C'est une nouvelle preuve que les écailles transverses des Myricacées ne sont pas des étamines stériles comme celles des *Platycarya*. Les contreforts que prolongent ces écailles peuvent être considérés, au même titre que le revêtement extérieur de quelques Juglandacées, comme un rudiment de cupule concrescente à l'ovaire.

La boule charnue dans laquelle plongent à demi les ovaires de *Liquidambar* est un groupe de cupules concrescentes entre elles comme avec les ovaires.

La partie fondamentale de la cupule est une émergence caulinaire comme l'ovaire des Amentales. C'est une formation surajoutée aux éléments habituels de l'amphigonelle. Ses appendices sont au contraire des phyllomes normalement développés dans les gonelles sans cupules ; ce sont les bractéoles du péricline ou une partie d'entre elles, éventuellement renforcées par la bractée. Leur répartition est la même sur la cupule et sur l'axe non accrescent des gonelles mâles (*Castanea*, Bétulacées) et même des gonelles femelles de Cupulifères exceptionnellement dépourvues de cupule (*Carpinus*).

La cupule primitivement symétrique, entière (*Quercus*) ou lobée (*Fagus, Castanea*), est en voie de bipartition chez les *Corylus*. Il n'en subsiste qu'une moitié, bifaciale et bilatérale, chez les Bétulacées.

La première ébauche de la cupule existe déjà chez les Myricacées et les Juglandacées. Elle n'y est pas encore pleinement

différenciée de l'ovaire, dont elle est homologue. Les émergences caulinaires qui plus tard se sépareront en cupule et en sac ovarien sont confondues au début.

Chez les Cupulifères, le développement de la cupule est corrélatif de celui de l'ovaire. Les gonelles mâles en sont dépourvues, ainsi que les gonelles hermaphrodites ou polygames des Ulmacées. Son absence dans les gonelles femelles des *Carpinus* est une exception, préparée dans le genre voisin *Corylus* par une réduction et une modification qui s'exagèrent chez les Bétulacées. Un pistil réduit au frondome filiforme au centre des gonelettes mâles de *Quercus* ou de *Fagus* ne provoque pas plus l'émergence d'une cupule que celle d'un ovaire. Le Châtaignier est particulièrement instructif. Nulle autour des glomérules polygames dont les pistils restent rudimentaires, la cupule s'ébauche dès que l'ovaire prend de la vigueur, sans atteindre la même puissance que dans les glomérules femelles.

Tous ces faits prouvent que la cupule et l'ovaire sont des émergences homologues.

BRACTÉOLES APOCLINALES.

Les bractéoles apoclinales sont squameuses et dépourvues de bourgeons axillaires comme les bractéoles du péricline ; elles les continuent sur la portion indivise de l'axe polycentrique comme les bractéoles continuent le périanthe sur le pédicelle des fleurs de type plus élevé. Elles appartiennent encore à l'appareil reproducteur ; mais n'étant pas, comme le péricline, assujetties à l'influence des frondomes et du gonocline, elles suivent sans entrave les règles phyllotaxiques.

Elles continuent sur une hélice lâche les deux à quatre écailles serrées autour des gonelettes mâles du Hêtre. Les *Myrica* ont une paire de bractéoles apoclinales à la base du chaton. Chez quelques Pipéracées de la tribu des Gymnothécées, les gonelettes accompagnées d'une bractéole proclinale sont précédées de quatre (*Houttuynia*) ou six (*Anemiopsis*) bractéoles apoclinales remarquables par leur structure pétaloïde. Par suite d'une concentration plus complète de

l'amphigonelle, ces écailles joueront, à l'égard de la gonelle, chez les Hydnoracées dérivées des Pipéracées, le rôle que le périgone joue à l'égard d'une gonelette ; dans cette famille, elles prennent l'apparence et assument les fonctions d'un périanthe homochlamydé.

Nous ne pouvons exclure des bractéoles apoclinales les écailles concrescentes en gaines qui garnissent jusqu'à la base les pousses fertiles des Casuarinées, bien qu'elles ressemblent aux gaines de l'appareil vegétatif autant qu'à celles qui entourent les organes reproducteurs ; mais cette famille est singulière sur ce point comme sur tant d'autres.

RAPPORTS DE L'AMPHIGONELLE AVEC L'APPAREIL VÉGÉTATIF.

L'amphigonelle des Amentales est constituée le plus souvent par une pousse purement reproductrice, dont les pousses végétatives sont distinctes et indépendantes.

La subordination de l'appareil végétatif à l'appareil reproducteur persiste à divers degrés chez les Casuarinées, les Salicacées, les Juglandacées, les Cupulifères.

Chez les Casuarinées, les sommets de l'axe polycentrique sont formés chacun d'une étamine ou d'un pistil précédé d'un petit nombre d'écailles. Ces stipomères sont disposés en verticilles entourés de gaines dont chaque dent correspond à l'un d'eux. Les mêmes gaines se continuent sous la région fertile.

La pousse végétative offre la même constitution que la base stérile de l'amphigonelle et la garde dans toute son étendue. Son axe ne se divise pas ; il est monocentrique. Mais il se ramifie ; des bourgeons isolés ou verticillés naissent à l'aisselle d'écailles réunies en gaine ; leur présence assigne aux phyllomes dont ils sont axillaires une supériorité sur les bractéoles, bien que ces phyllomes ne soient pas plus différenciés.

La ramification qui distingue l'appareil végétatif se rencontre parfois sur le prolongement stérile de l'axe de la gonelle. La pousse reproductrice devient ainsi une pousse mixte dans laquelle la limite des portions reproductrice et végétative est livrée au hasard de l'apparition des bourgeons. Souvent les

pousses terminées par une gonelle ne se ramifient que lorsqu'elles sont très longues et les bourgeons sont éloignés de l'extrémité fertile ; mais les bourgeons se succèdent parfois jusqu'au voisinage de l'extrémité et se développent eux-mêmes en amphigonelles ; la portion végétative de la pousse mixte devient alors un axe d'inflorescence. Les inflorescences mâles peuvent se compliquer par production de nouvelles gonelles le long des rameaux comme le long de l'axe principal.

Dans les épis, simples ou composés, des *Casuarina*, l'appareil végétatif n'est pas entièrement affranchi de l'appareil reproducteur ; les amphigonelles retiennent sous leur dépendance les pédoncules de divers ordres.

Certains rameaux gardent dans toute leur étendue le caractère de la base stérile de l'amphigonelle ; ils ont perdu toutes les propriétés en rapport avec la reproduction sans acquérir en compensation une plus haute différenciation végétative ; seulement leur axe monocentrique est apte à se ramifier.

La pousse purement reproductrice des Casuarinées passe donc à la pousse purement végétative par l'intermédiaire de la pousse mixte et de l'inflorescence. L'appareil végétatif aérien n'est autre chose qu'une portion appauvrie dégagée de l'appareil reproducteur. Une fois libéré, il va évoluer pour son compte et acquérir de nombreux perfectionnements dans la série des Dicotylédones.

L'ordre habituel de succession des stades de l'ontogénie donne l'illusion que l'appareil reproducteur dérive de l'appareil végétatif. Mais cet ordre est inverse de l'ordre phylogénétique. C'est par accélération ontogénétique que l'appareil végétatif devance l'appareil reproducteur. Dans ce dernier, le thalle primitif a cédé le pas au frondome; les sacs polliniques sont précédés par l'anthère, l'anthère par le filet, le sac gynogénique (sac embryonnaire et cellules homologues) par le nucelle, le nucelle par l'ovule, l'ovule par le placenta, le placenta par les stigmates, les frondomes par les phyllomes, les appendices par l'axe. De même l'amphigonelle est précédée par la portion végétative dans la pousse mixte, par le pédoncule dans l'inflorescence ; les racines et les pousses feuillées élaborent longuement les matériaux des inflorescences,

des pousses mixtes et des pousses purement reproductrices ; les feuilles et les bractées précèdent les bourgeons axillaires.

Par suite de ces anticipations réitérées, les divers états de différenciation, qui se succédaient en ordre progressif dans la phylogénie, se succèdent en ordre régressif dans l'ontogénie. Une involution graduelle se substitue à l'évolution continue.

L'involution est la contre-partie de l'évolution. Ce n'est pas seulement selon l'acception particulière adoptée par les bactériologistes, la décrépitude, la dégénérescence qui se traduit par des formes bizarres, déséquilibrées, indices d'une déchéance irrémédiable. C'est l'évolution à rebours.

L'évolution est l'expansion, l'épanouissement, le développement de caractères d'abord confondus, indistincts, renfermés à l'état latent dans un rudiment peu différencié. Au sens propre, l'involution est le reploiement, la condensation, le retour à l'état latent des propriétés déployées, extériorisées au cours d'une évolution antérieure et aptes à s'épanouir en une évolution nouvelle dès que les circonstances s'y prêteront.

L'ontogénie ou cycle vital d'un végétal aboutit, après diverses alternatives d'évolution et d'involution, aux cellules reproductrices qui vont inaugurer une génération nouvelle en donnant des avant-plantes.

Ainsi que nous l'avons indiqué à la seconde page de l'avant-propos, les cellules des avant-plantes diffèrent des cellules de la plante par la constitution du noyau. Dans chaque noyau en cours de division, on compte un certain nombre de segments spécifiquement colorables ou *chromosomes*. Le nombre de chromosomes est symbolisé par la lettre n pour l'avant-plante (prothalle et ses homologues), par $2n$ pour la plante. D'après ce caractère, les cellules diffèrent du simple au double ; les premières étant considérées comme des cellules simples (haploïdes), les secondes sont des cellules doubles (diploïdes).

A la limite des deux stades, on observe une cellule dans laquelle le nombre des chromosomes passe de n à $2n$ ou inversement de $2n$ à n. Le nom de *zygote* étant consacré pour l'œuf et ses homologues dans lesquels le nombre passe de n à $2n$,

Raciborsky a jugé utile de créer le mot *zeugite* pour la cellule qui est le siège du passage inverse de $2n$ à n.

Toute l'évolution du végétal partant des zeugites légués par la génération antérieure aboutit à l'involution de nouveaux zeugites qui sont les cellules reproductrices.

L'involution qui succède à l'évolution dans l'ensemble de l'ontogénie en affecte aussi les segments ; à chaque degré, à chaque stade, la plante se développe, évolue, pour retomber brusquement à un degré inférieur inaugurant le stade sui-

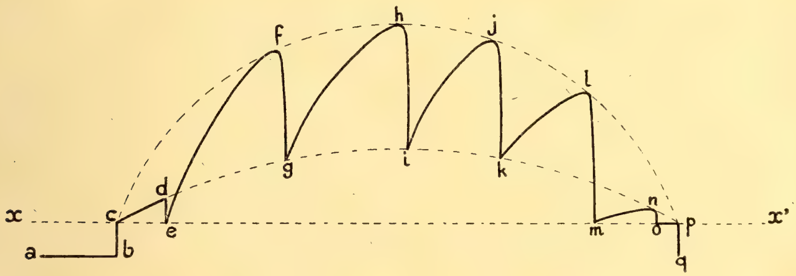


Fig. 1. — Diagramme de l'ontogénie : *xx'*, limite de l'avant-plante (haplophase) et de la plante (diplophase). — *ab*, avant-plante ; *a*, cellules reproductrices ; *b*, cellules sexuelles. — *bc*, zygote (œuf). — *ci*, appareil végétatif. Période progressive où l'évolution l'emporte sur l'involution ; *cde*, premier stade (plantule), stipe et frondes ; *efg*, *ghi*, stades ultérieurs, caulomes et phyllomes ; *cd*, *ef*, *gh*, évolution ; *de*, *fg*, *hi*, involution. — *ip*, appareil reproducteur. Période régressive où l'involution l'emporte sur l'évolution ; *ijk*, *klm*, caulomes et phyllomes ; *mno*, stipes et frondomes ; *op*, thalles reproducteurs ; *pq*, zeugites dont l'involution aboutit aux cellules reproductrices.

vant. Seulement l'amplitude du développement décroît de stade en stade pour devenir nulle dans les cellules reproductrices, qui ramènent l'ontogénie à son niveau initial (fig. 1).

Ces alternatives d'évolution et d'involution dans l'ontogénie permettent d'expliquer comme reliquats phylogénétiques les caractères d'infériorité qui se manifestent au début de divers stades, par exemple au début de la plante dans la plantule formée de frondomes (cotylédons) et d'un stipe (tigelle), au début de la pousse feuillée dans les écailles semblables aux bractéoles à la base des bourgeons.

Les premiers appendices du bourgeon de *Myrica* sont deux écailles transverses comme les bractéoles apoclinales de l'am-

phigonelle. Chez plusieurs Saules, on trouve à la base du chaton des écailles semblables à celles du bourgeon ou à des stipules isolées, puis entre elles et l'extrémité fertile, des feuilles morphologiquement complètes avec un rudiment de limbe entre deux stipules, mais fonctionnant encore comme bractéoles. C'est le témoin d'un essai infructueux d'affranchissement de l'appareil végétatif, d'abord confondu avec l'appareil reproducteur. Physiologiquement, c'est encore une pousse purement reproductrice ; morphologiquement, c'est déjà une pousse mixte.

Chez la plupart des Juglandacées, le chaton femelle est refoulé à l'extrémité de pousses feuillées et ramifiées. Dans les cas de ce genre, la pousse mixte se compose de deux portions complètement différenciées, l'une selon le mode reproducteur, l'autre selon le mode végétatif.

INFLORESCENCE DES CUPULIFÈRES.

Les gonelles des Cupulifères sont des pousses purement reproductrices, dont l'axe est oligocentrique ou même monocentrique. Dans la famille des Bétulacées, on en distingue immédiatement des pousses végétatives tout autrement conformées. Toutefois l'appareil végétatif ne s'en est pas séparé sans lui abandonner des pousses ou des portions de pousse qui, sans garder d'organes reproducteurs, ont échappé à la différenciation végétative, et dont l'axe monocentrique fonctionne à l'égard des gonelles comme un pédoncule à l'égard des fleurs d'une inflorescence. L'épi des Bétulacées se compose de nombreuses amphigonelles n'ayant que deux ou trois gonelettes. Son axe continue un rameau qui a fourni des feuilles végétatives, soit l'année précédente (épi mâle de *Betula*, *Alnus*), soit immédiatement avant les bractées (épi femelle de *Betula*).

L'épi des Corylacées, comme celui des Bétulacées, est une inflorescence. Les gonelles femelles ont encore deux sommets ; les gonelles mâles n'en ont plus qu'un. Les bractées dont elles sont axillaires sont précédées, dans l'épi femelle des *Corylus*, de feuilles stipulées dont le limbe est reconnaissable aux

caractères de la préfoliaison ; mais ces feuilles restent rudimentaires, inaptes à fonctionner comme organes assimilateurs. Le pédoncule et ses appendices, sans faire morphologiquement partie des gonelles, leur restent subordonnés comme support et comme enveloppes protectrices. C'est une portion de l'appareil végétatif retenue au service de l'appareil reproducteur.

L'épi hermaphrodite ou polygame des Ulmacées est condensé comme l'épi femelle du Coudrier. Tous les appendices du pédoncule gardent la simplicité d'une bractée squameuse. Ils sont disposés en ordre distique le long de deux orthostiques (1) transverses ; mais, par une déviation progressive, chaque orthostique passe à l'hélice, et les deux hélices inverses s'enroulent l'une dans l'autre vers le sommet. Les dernières bractées ainsi enchevêtrées portent à leur aisselle des amphigonelles, dont les gonelettes, peu nombreuses dans quelques espèces telles que l'*Ulmus americana*, tombent à l'unité dans d'autres telles que l'*Ulmus campestris*.

Chez les *Castanea*, l'axe de l'inflorescence est rigide, allongé, dressé ; ses appendices, séparés par d'assez longs entre-nœuds, prennent une structure foliaire plus ou moins accusée. Dans les genres *Fagus*, *Quercus*, les gonelles naissent à l'aisselle de feuilles complètes ; l'appareil végétatif est affranchi et les gonelles isolées ne forment plus d'inflorescences.

Dans les inflorescences des Cupulifères, l'appareil reproducteur retenait sous son emprise des pousses morphologiquement végétatives. Dans les pousses mixtes, au contraire, l'appareil végétatif et l'appareil reproducteur se partagent une même pousse.

PASSAGE DE L'AMPHIGONELLE A L'ACROGONELLE.

Si l'on admet un enchaînement entre les divers représentants des Dicotylédones, en plaçant au bas de l'échelle les moins différenciés, on considérera les *Amphigones* comme la

(1) On nomme orthostique chaque rangée longitudinale d'appendices superposés. Dans la disposition distique, il existe deux orthostiques généralement opposés aux intersections d'un plan diamétral, tantôt médian, tantôt transverse.

souche des *Acrogones* (1). On est donc fondé à se demander si l'acrogonelle ne dérive pas de l'amphigonelle par concentration et simplification du type primitif et à rechercher parmi les Amentales les modifications qui acheminent celle-ci vers celle-là.

Pour préciser les termes du problème, comparons les deux types en notant leurs ressemblances et leurs différences.

Comme l'amphigonelle, l'acrogonelle est formée d'une pousse purement reproductrice ou d'une portion de pousse mixte ; elle n'est pas ramifiée ; son axe unique a pour appendices des frondomes et des phyllomes ; comme les amphigonelles, les acrogonelles sont tantôt isolées, soit à l'aisselle d'une feuille ou d'une bractée, soit au sommet d'un axe végétatif garni inférieurement de feuilles ou de bractées, tantôt groupées en inflorescences à l'aisselle des phyllomes d'un axe végétatif modifié en pédoncule.

Les différences portent avant tout sur l axe, polycentrique dans l'amphigonelle, monocentrique dans l'acrogonelle ; les frondomes sexuels, ainsi que la majorité des autres appendices, sont insérés autour des sommets de l'axe polycentrique développés en gonoclines, ou du sommet de l'axe monocentrique étalé, déprimé en réceptacle unique. Dans l'inflorescence des Amphigones, le nombre des sommets est supérieur à celui des pousses ; il lui est égal dans l'inflorescence des Acrogones.

L'amphigonelle des Pipéracées se modifie dans les genres *Houttuynia*, *Anemiopsis*, appartenant à la tribu des Gymnothécées ; l'axe raccourci est enveloppé à la base par des bractéoles apoclinales grandes et pétaloïdes.

Les Hydnoracées ont les caractères essentiels des Pipéracées : albumen entouré d'un périsperme amylacé, ovule droit, ovaire uniloculaire ; elles se relient étroitement aux Gymnothécées par la loge pluriovulée et par l'épigynie déjà ébauchée

(1) Nous avons distingué trois degrés de développement de l'appareil reproducteur ou gonelle : 1° l'*amphigonelle* ou gonelle diffuse ; 2° l'*acrogonelle* ou gonelle concentrée ; 3° l'*anthogonelle* différant de la précédente par la différenciation d'une corolle. L'anthogonelle est le type d'appareil reproducteur qui répond le mieux à l'idée banale de fleur. Les plantes sont des *Amphigones*, des *Acrogones* ou des *Anthogones*, selon que l'appareil reproducteur atteint le premier, le deuxième ou le troisième de ces degrés.

dans les genres *Gymnotheca* et *Houttuynia*. La réduction parasitaire ne permet pas d'étendre la comparaison à l'appareil végétatif ; elle n'est peut-être pas étrangère à la condensation de l'appareil reproducteur. Chez les *Houttuynia* et *Anemiopsis*, l'axe, déjà raccourci, était encore polycentrique les phyllomes annexés aux organes reproducteurs comme un périgone étaient encore des bractéoles apoclinales. Chez les *Hydnora* et *Prosopanche*, l'axe déprimé, monocentrique, est réduit à l'urne de l'ovaire infère ; les phyllomes entraînés sur ses bords forment un périgone épigyne. La déhiscence extrorse des anthères tassées comme les autres parties de la gonelle n'est qu'une adaptation accidentelle. En somme, l'amphigonelle des Pipérées passe progressivement à l'acrogonelle des Hydnoracées par l'intermédiaire des Gymnothécées.

Le même passage s'effectue dans la famille des Cabombacées, dérivée des Pipéracées, dont elle se distingue par le pistil supère ; les loges séparées sont pluriovulées comme chez les Gymnothécées et les Hydnoracées. Elle se partage en deux tribus caractérisées : l'une, Lactoridées, par des amphigonelles, des ovules droits, des follicules; l'autre, Cabombées, par des acrogonelles, des ovules anatropes hyponastes, des baies. Dans la tribu inférieure, le genre *Saururus* touche de près aux Pipéracées par les gonelettes nues et les anthères introrses; les *Lactoris* ont un périgone et des anthères extrorses. Dans la tribu supérieure, le périgone est constant avec anthères introrses (*Brasenia*) ou extrorses (*Cabomba*). Ce dernier genre conduit aux Nymphéacées, qui lui ressemblent par l'appareil végétatif, par la graine albuminée et périspermée commune à toutes les Pipérinées. L'ovaire, hypogyne, périgyne ou épigyne, offre indifféremment les divers rapports de position observés dans cet ordre ; mais il est pluriloculaire ; les ovules sont anatropes comme chez les Cabombées, mais épinastes ; la différenciation du périgone, amorcée chez les *Cabomba*, est plus avancée, sans permettre encore la distinction nette entre corolle et calice qui caractérise les *Anthogones*.

Les Pipérinées nous fournissent donc des termes de pas-

sage de l'amphigonelle vers l'acrogonelle et de celle-ci vers l'anthogonelle.

Les Nélumbiacées rappellent les Nymphéacées par leur prestance, leurs ovules épinastes, les Cabombacées par les ovaires multiples. L'absence de périsperme les rattache aux Chloranthinées.

Dans l'ordre des Chloranthinées, l'axe est tantôt allongé, tantôt raccourci ; on passe des chatons de *Chloranthus* aux capitules de Platane. Le raccourcissement s'exagère jusqu'à l'atrophie de l'axe, dont un seul sommet subsiste chez les *Ceratophyllum*. Dans ce genre, dont on connaît les affinités avec les Platanacées, la réduction générale, imputable à l'habitat aquatique, explique à la fois le port si différent de la plante et la substitution d'une chétive acrogonelle au chaton ou au capitule.

Les Nélombos sont aussi des plantes aquatiques. Leur origine est très ancienne, puisque leurs débris, rencontrés dans le Crétacé moyen, sont antérieurs aux premières familles à périsperme amylacé, apparaissant avec les *Brasenia* dans le Supracrétacé. L'opinion courante leur attribue un pistil apocarpe, à loges uniovulées ; elle repose sur une comparaison abusive avec des plantes beaucoup plus récentes. Une autre interprétation est possible ; elle consiste à considérer chaque ovaire comme un pistil partant de l'un des sommets d'un axe polycentrique. « Ordinairement, dit Ach. Richard, on trouve sur un des côtés de l'ovaire un second stigmate sessile, ce qui montre que l'ovaire se compose de deux carpelles confondus et (explique) que quelquefois on peut trouver deux ovules collatéraux. » Decaisne et Lemaout parlent de plusieurs ovaires uni-biovulés et figurent une excroissance latérale près du sommet. Clarke décrit les ovaires comme des fleurs femelles.

Comme chez les Amentales, l'ovaire des Nélombos est une émergence de l'axe ; il n'est pas formé de phyllomes, de carpelles. S'il n'est pas prouvé que l'excroissance latérale soit un stigmate, le stigmate terminal en entonnoir symétrique n'a pas le caractère d'un appendice unique, entier. L'opinion de Clarke, écartée dédaigneusement par Eichler, est exacte ;

son expression sera plus précise si nous traduisons fleur par gonelette. Le gynophore évasé a gardé l'axe polycentrique de l'amphigonelle ; les sommets disséminés sur le plateau bombé portent chacun un pistil d'abord libre, puis débordé par une cupule collective comparable à celles des *Liquidambar*. Les quatre-cinq sépales sont groupés à la base comme les bractéoles apoclinales des *Anemiopsis*; les nombreuses étamines ont, comme celles des Chloranthacées et des Cératophyllacées, les loges séparées par un large connectif prolongé au-dessus d'elles ; avec les pétales qui sont des étamines stériles, elles forment une hélice continue autour de l'axe. La concentration de la fleur, accomplie dans le périgone et l'androcée, ne s'étend pas au sommet. La fleur de Nélombo est donc intermédiaire entre l'amphigonelle et l'anthogonelle.

Chez les Pipérinées et les Chloranthinées, l'acrogonelle dérive de l'amphigonelle dans les conditions accidentelles de l'habitat aquatique ou parasite. C'est une adaptation de circonstance convenant à des cas particuliers, isolés. Le gros des Acrogones et des Anthogones dérive des Amphigones terrestres, car c'est dans le milieu aride auquel leur constitution est le mieux adaptée que les Dicotylédones ont réalisé les progrès les plus durables de leur évolution.

L'ordre des Cupulifères fournit des exemples du passage des Amphigones aux Acrogones. Les gonelles, affranchies de l'appareil végétatif ou le subordonnant à leurs fonctions, sont petites et généralement multiples. Le nombre des sommets décroît ; l'axe devient oligocentrique, aussi bien dans le chaton des Chênes que dans le glomérule de plus en plus condensé.

Le passage de l'axe oligocentrique à l'axe monocentrique, des gonoclines au réceptacle, de l'amphigonelle à l'acrogonelle, est fréquent dans l'appareil femelle du genre *Quercus*, où la puissance des gonoclines concorde avec leur rareté.

La confluence des gonoclines à l'extrémité de l'axe du glomérule aboutit à leur unification en un réceptacle dans l'inflorescence mâle des Corylacées. Quelques espèces d'Orme (*Ulmus americana, U. effusa*) ont encore un nombre variable de gonelettes ; d'autres, telles que le vulgaire *Ulmus cam-*

pestris, en ont généralement une seule et deviennent des Acrogones.

La concrescence ou l'avortement partiel amènent accidentellement le même résultat dans les autres familles de Cupulifères, par exemple dans les inflorescences femelles de Coudrier, de Hêtre et de Châtaignier.

Le progrès morphologique réalisé par la centralisation du type floral d'abord diffus n'est pas nécessairement avantageux aux progrès ultérieurs de la lignée. Les horticulteurs considèrent à bon droit comme une race perfectionnée l'arbre dont la gonelle donne un seul marron volumineux, aux dépens des rudiments qui, dans le sauvageon, donnaient trois maigres châtaignes ; mais la valeur alimentaire de ses fruits ne profite pas à la plante elle-même. L'avenir des races maintenues par la sélection artificielle est problématique dès qu'elles sont livrées à elles-mêmes. La méthode expérimentale n'a pas jusqu'ici produit de lignées comparables aux séries naturelles qui intéressent la systématique. A défaut de démonstration expérimentale qui donne la certitude à ceux qui ont foi dans l'infaillibilité de leurs procédés, l'observation des formes qui s'enchaînent donne à la filiation une grande probabilité à ceux qui croient à l'harmonie de la nature. A titre d'exemple, nous rappellerons le passage progressif de l'amphigonelle à l'acrogonelle et au seuil de l'anthogonelle des *Piper* aux *Houttuynia,* aux *Hydnora* et aux *Nymphæa.* Cette série nous fait assister à une progression naturelle de même ordre que celle que la culture a obtenue avec les Châtaigniers, mais autrement étendue. Dans la fleur centralisée, unifiée, nous retrouvons tous les éléments qui étaient dispersés sur une robuste amphigonelle ; rien n'est perdu ; mais toutes les parties sont de plus en plus intimement combinées, de plus en plus différenciées.

L'évolution de l'amphigonelle conduit à l'acrogonelle. Cette proposition est tirée, par une légitime induction, de l'enchaînement des faits observés chez les Amentales. Les exemples précédents établissent en outre que la même progression s'est réalisée indépendamment dans des ordres multiples ; nous pouvons faire dériver les Acrogones des Amphigones primi-

tives, c'est-à-dire des Amentales, comme un groupe collectif, un bouquet de rameaux généalogiques séparément détachés des Amphigones. Les rameaux qui continuent directement les Pipérinées, les Chloranthinées et les Cupulifères, sont restés chétifs. Les principaux rameaux, conduisant des Sterculiales, des Polygonales, des Urticales aux Dicotylédones supérieures qui sont Anthogones, ont des affinités qui révèlent leur filiation avec les Amentales, notamment avec les Chloranthinées, les Myricinées et les Juglandinées ; mais on n'a pas, jusqu'à présent, retrouvé les termes intermédiaires qui les rattachaient aux Amphigones ; on les admet par analogie. Leur rapide et puissante évolution a rompu les liens qui les attachaient aux groupes inférieurs qu'ils prolongent.

DEUXIÈME PARTIE

PHYLOGÉNIE DES AMENTALES.

Les familles que nous réunissons dans la classe des Amentales sont groupées par la plupart des auteurs à une extrémité de la série des Dicotylédones. Les uns, de Tournefort à de Candolle et à Decaisne, les placent à la fin, les autres, symbolisant la classification par un arbre généalogique, les placent à la base du tronc à la suite des Gymnospermes. Ces deux dispositions sont des expressions inverses d'une même conception des affinités et de l'enchaînement qui relie deux extrêmes se distinguant, l'un par la confusion, l'autre par la différenciation des mêmes caractères. La même série est envisagée par les premiers comme régressive, involutive, par les seconds comme progressive, évolutive. Cette dernière opinion est aujourd'hui prépondérante.

Toutefois il existe des opinions dissidentes, parmi lesquelles nous prendrons comme exemple celle de Hallier. Hallier s'est proposé, comme nous, d'établir, non des divisions catégoriques caractérisées, suivant l'ancienne conception, par des propriétés communes, mais des lignées phylogénétiques partant du tronc commun de l'arbre généalogique. Il arrive pourtant à des conclusions différentes. Les familles que nous groupons dans les Amentales sont dispersées à la suite de diverses familles, dont elles dériveraient par régression ; aucune d'elles n'occupe la base des Dicotylédones.

Si les idées de Hallier n'ont pas revêtu d'emblée leur forme définitive, elles n'ont varié que dans un cercle restreint.

En 1908 (1), il voyait dans les Magnoliacées les héritiers directs des Cycadées ; des Protérogènes il détachait les Théigènes et les Saxifragènes; en 1912 (2), il imagine des Proberbéridées antérieures aux Polycarpiques ; il subdivise le premier groupe en Anonophyles provenant directement des Proberbéridées et en Protérogènes ; aux Théigènes il substitue les Ochnigènes, aux Saxifragènes les Rhodophyles.

Nos Amentales sont dispersées sur ces quatre branches initiales. Parmi les Anonophyles figurent les Chloranthacées tirées des Monimiacées, les Platanées comprises dans les Hamamélidées. Aux Protérogènes appartiennent les Pipéracées ainsi que les Hydnoracées et les Nymphéacées. Chez les Ochnigènes, la régression conduit des Ternstrœmiacées aux Flacourtiacées, renfermant les *Lacistema*, et enfin aux Salicacées. Au nombre des Rhodophyles figurent les Garryacées perdues dans les Cornacées, tandis que la dégradation des Rutacées conduit aux Térébinthacées, qui passent par les *Juliania* aux Juglandées et aboutissent aux Leitnériacées et aux Amentacées.

Hallier a généralement reconnu les affinités des diverses familles d'Amentales avec des familles plus différenciées. Mais son système pèche par la base. Le rattachement soit des Magnoliacées, soit des Annonacées, soit des Berbéridées ou de toute autre Dicotylédone aux Cycadées, ne repose sur aucun fait, sur aucun argument probant. Pour doter les premières Dicotylédones d'ovules anatropes, il assimile l'anatropie à la circination des frondes de Fougères et de Cycadées. L'analogie est bien lointaine.

La dislocation des Amentales est la conséquence logique d'une erreur initiale. S'évanouissant avec ses fondements illusoires, elle fournit une démonstration *ab absurdo* de la solidité de ce groupe.

L'idée sur laquelle repose le système de Hallier est juste, mais appliquée mal à propos.

(1) HALLIER, Ueber Juliania, eine Terebinthaceen-Gattung mit Cupula und die wahren Stammeltern der Kätzchenblütler, Dresde, 1908.

(2) HALLIER, L'origine et le système phylétique des Angiospermes (*Arch. néerlandaises*, série III-B, t. I, 1912).

Si, dans ses grandes lignes, le règne végétal représente une série progressive, de nombreux exemples prouvent qu'à côté de la différenciation croissante qui caractérise les groupes supérieurs, certains organes entrent en régression et sont moins différenciés que dans les groupes inférieurs. L'involution joue donc un certain rôle dans la phylogénie à côté de l'évolution. Ce rôle est plus manifeste dans l'ontogénie, que l'on considère comme l'image de la phylogénie ; il y est aussi plus certain, puisque l'ontogénie n'invoque que les données directes de l'observation.

Dans l'ontogénie d'un végétal quelconque, l'évolution et l'involution sont deux actes corrélatifs comme la diastole et la systole, l'inspiration et l'expiration ; elles se conditionnent réciproquement et ne se conçoivent pas l'une sans l'autre. L'évolution d'un être, autrement dit son développement, n'est autre chose que l'épanouissement des propriétés héréditaires qui s'étaient déployées dans la génération précédente ; l'évolution végétative a été préparée par l'involution aboutissant aux cellules reproductrices qui enveloppent, confondent les mêmes propriétés. Nous retrouvons la même alternance au cours d'une génération, par exemple dans les plantes vivaces, où de nouveaux bourgeons développent, au retour du printemps, les organes concentrés, confondus à la fin de la précédente période d'activité. De même chez les Insectes métaboliques, l'involution de la pupe est l'aboutissement de l'évolution larvaire et le prélude de la renaissance évolutive de l'adulte.

L'évolution d'un être est comprise entre deux involutions : le végétal continue la chaîne des générations en recommençant le cycle que ses parents ont parcouru, que ses successeurs parcourront à leur tour. Néanmoins, chaque chaînon ajoute au fonds héréditaire sa personnalité, ses qualités propres acquises dès la conception ou au cours, tant de son évolution que de son involution, et parfois transmissibles.

Les propriétés qui se manifestent au cours de l'évolution végétative et de l'involution reproductrice d'une Dicotylédone étaient, pour la plupart, à l'état latent, potentiel, dans la graine ; mais elles s'étaient déjà manifestées au cours des

générations précédentes, qui les avaient transmises par l'intermédiaire des cellules sexuelles.

La théorie transformiste ne dote pas les premiers végétaux d'un tel héritage. De la masse confuse, amorphe, qu'elle suppose au début, les divers caractères n'ont pu se dégager qu'à l'aide d'une impulsion externe. Tandis que, dans l'ontogénie, les caractères acquis semblent accessoires en regard de l'accumulation des caractères innés, dans la phylogénie ils l'emportent nécessairement sur un héritage d'abord pauvre et uniforme.

Les végétaux inférieurs ayant moins à perdre qu'à gagner, l'évolution l'emporte sur l'involution au début de la phylogénie.

La part de l'involution est certainement plus large dans la phylogénie de l'ensemble des Dicotylédones qui ont débuté avec un héritage déjà riche et se sont élevées au sommet de la hiérarchie.

Mais il faut distinguer entre les caractères transmis aux premières Dicotylédones et ceux qu'elles ont acquis au cours de leur évolution ultérieure. Une Dicotylédone inférieure réunit probablement des vestiges de l'organisation des groupes antérieurs à la faible différenciation de ses caractères propres. Les caractères communs aux Amentales et aux autres Dicotylédones, tirés du fruit, de la graine, de l'embryon, en un mot de l'appareil reproducteur, proviennent de l'involution des caractères ancestraux ; tous les détails de leur organisation propre indiquent une organisation inférieure à celle de la majorité des Angiospermes. Si nous poursuivons le parallèle entre la phylogénie et l'ontogénie, un rameau généalogique naissant, comme une graine germante, apparaît avec un riche héritage de caractères involués et entre dans une nouvelle phase de progrès, d'évolution. Ce n'est que plus tard que les nouveaux progrès se ralentissent et que les caractères récemment développés involueront à leur tour.

Ces vues théoriques sont d'accord avec l'observation qui avait conduit les maîtres de la systématique à grouper à la base des Dicotylédones les familles qui constituent la classe des Amentales.

AFFINITÉ DES AMENTALES AVEC LES MUSCINÉES.

Parmi les plantes vasculaires, un seul groupe garde des vestiges manifestes de l'organisation des Muscinées. Ce sont les Casuarinées, renfermant un seul genre et un petit nombre d'espèces rencontrées depuis le Tertiaire jusqu'à l'époque actuelle. Treub (1), à qui nous devons l'étude la plus approfondie des Casuarinées, les trouvait aussi déplacées parmi les Dicotylédones que parmi les Monocotylédones ; il créait à leur intention une nouvelle classe d'Angiospermes, les Chalazogames. La pénétration du tube pollinique par la chalaze est leur moindre singularité; elle a été retrouvée chez d'autres Angiospermes à côté de formes variées d'aporogamie (2). Plus remarquable est l'abondance, dans le nucelle des Casuarinées, des cellules qui se divisent en quatre, comme la cellule mère primordiale du sac embryonnaire des Phanérogames et des spores de Muscinées. Les cellules mères primordiales sont peu nombreuses chez les Phanérogames et, à part le sac embryonnaire, leurs cellules filles, les anticlines, sont hâtivement résorbées. Chez les Casuarinées, elles persistent longtemps, et, si elles ne subissent pas les divisions ultérieures aboutissant à l'organisation définitive des spores, leur abondance s'explique comme un vestige des Muscinées.

J'ai relevé (3) dans les descriptions de Treub d'autres caractères rappelant les Muscinées. Le sac embryonnaire est accompagné de cellules qui s'allongent en tube. Ces tubes disloquant la région de la chalaze fraient la voie aux tubes polliniques ; ce phénomène est adapté à la chalazogamie. Mais, considéré en lui-même, dans sa signification morphologique, il correspond à la germination d'une spore de Muscinée émettant un protonéma. Le nucelle des Casuarinées renferme en outre des éléments semblables aux élatères des Hépatiques.

(1) Treub, Sur les Casuarinées et leur place dans le système naturel (*Ann. du Jardin botan. de Buitenzorg*, vol. X, 1891).

(2) Juel nomme *aporogamie* la pénétration du tube pollinique par un autre point que le micropyle.

(3) Vuillemin, Les Chalazogames de M. Treub et l'évolution des Phanérogames (*Rev. génér. des Sc.*, t. III, 1892).

Dans le sporogone, l'appareil végétatif est encore confondu avec l'appareil reproducteur. Chez les Casuarinées, la pousse aérienne reste en continuité avec ce dernier. Les gonelles des Casuarinées sont beaucoup plus différenciées que la portion reproductrice d'un sporogone ; elles sont unisexuées. Chez les Muscinées, la différence sexuelle n'est pas extérieurement visible ; mais, comme les avant-plantes sont fréquemment unisexuées, il faut bien admettre que la différenciation sexuelle retentit déjà sur l'organisation intime des spores.

Les sommets fertiles, mâles ou femelles, sont protégés par des gaines à bord denté irriguées par des faisceaux comme le reste de la plante. Au-dessous de la portion fertile, l'axe de l'amphigonelle se prolonge par une tige garnie des mêmes gaines foliaires. Les pousses purement végétatives ont la même organisation jusqu'à leur unique sommet.

A part les racines complètement individualisées, l'appareil végétatif des Casuarinées se continue avec l'appareil reproducteur, sans présenter d'autre différenciation que l'axe et les gaines foliaires rudimentaires, déjà distincts dans la gonelle.

Les Casuarinées continuent directement la souche des Muscinées. Leurs caractères archaïques, inconnus chez les autres plantes vasculaires, n'excluent pas les caractères essentiels des Dicotylédones, dont elles sont inséparables.

AFFINITÉ DES AMENTALES AVEC LES GYMNOSPERMES.

A.-L. de Jussieu, Mirbel, rangeaient les Casuarinées parmi les Conifères, c'est-à-dire parmi les Gymnospermes, qui n'étaient pas encore séparées des Angiospermes. Nous venons de montrer qu'elles sont supérieures aux Gymnospermes, mais plus directement reliées aux Muscinées qu'aucune Gymnosperme connue. Sans soupçonner les rapports des Casuarinées avec les Muscinées, sans prévoir leurs rapports avec les Angiospermes, Jussieu et Mirbel ne se trompaient pas sur leur parenté avec les Conifères, ou plus précisément avec les Gnétacées, proches des Conifères.

Les Gnétacées sont des Gymnospermes. Les stigmates y font défaut ; le sac qui protège l'ovule central est abusive-

ment comparé par Strasburger à l'ovaire des plantes supérieures ; il résulte de la concrescence de deux écailles uninerves, semblables aux bractéoles qui le précèdent. C'est là une différence majeure avec les Casuarinées. Les Gnétacées ne sont ni les précurseurs des Casuarinées, puisqu'elles n'ont pas les vestiges bryophytiques de ces dernières, ni leurs successeurs, puisqu'elles n'ont ni ovaire ni stigmates et que le grain de pollen offre encore une cloison chez les *Ephedra.* Il ne saurait donc être question de filiation directe entre ces deux groupes ; on ne peut songer qu'à une parenté collatérale.

Parmi les Gnétacées, les *Ephedra* ressemblent aux *Casuarina* par l'appareil végétatif et par l'appareil reproducteur. L'appareil végétatif n'en diffère guère que par la gaine foliaire munie seulement de deux dents ; il offre la même continuité avec les gonelles. Chez l'*Ephedra altissima,* comme chez les Casuarinées, les gonelettes de chaque sexe ont un seul frondome fertile. Le filet bifurqué de l'unique étamine porte deux anthères uniloculaires contenant chacune deux sacs polliniques ; il est précédé d'une paire d'écailles médianes concrescentes à la base. La concrescence est plus complète entre les deux écailles qui protègent l'ovule. Ces écailles concrescentes sont la dernière paire d'une série décussée d'écailles libres. L'*Ephedra* appartient à une branche phylogénétique divergeant au-dessus des Muscinées du tronc, qui aboutit aux Casuarinées. Les affinités des deux groupes sont l'expression d'une parenté collatérale.

Les Gymnospermes les plus anciennes que l'on connaisse, les Cordaïtes, se sont détachées de la même branche. Leur appareil reproducteur est inférieur à celui des Gnétacées ; mais leurs feuilles géantes, formées de nombreux phyllomes concrescents, opposent complètement l'appareil végétatif aux gonelles. Il en est de même parmi les Gnétacées dans le genre *Welwitschia* : les phyllomes élémentaires sont plus intimement combinés en une feuille supérieure dans le genre *Gnetum.*

La souche commune des Cordaïtes, des Gnétacées et des Casuarinées est inconnue. Il est à présumer qu'elle remonte

au moins au Silurien, qu'elle avait un appareil végétatif peu distinct de l'appareil reproducteur, pas plus différencié que celui des *Ephedra*, des vestiges de l'organisation des Mousses plus manifestes que dans les *Casuarina*, des sacs polliniques séparés comme ceux des Cordaïtes et des *Gnetum*, des grains de pollen pluricellulaires, un pistil sans ovaire ni stigmates.

Cette souche présumée des plantes à graines peut être appelée *Protospermes*; elle se confond à la base avec celle des Cryptogames vasculaires, dont on connaît l'étroite affinité avec les Ptéridospermes. Elle dérive nécessairement, sinon des Muscinées connues, du moins de plantes sans vaisseaux, mais munies d'un épiderme, qu'on peut nommer *Mésophytes* et dont les Muscinées font partie. Il en résulte que les Mésophytes ont apparu avant les Cordaïtes siluriennes.

On crut longtemps que les Muscinées étaient un groupe récent. Malgré la pénurie des documents paléontologiques, facilement explicable par les conditions défavorables à la fossilisation de plantes délicates mal adaptées à la vie pélagique, on en a découvert des débris de plus en plus anciens.

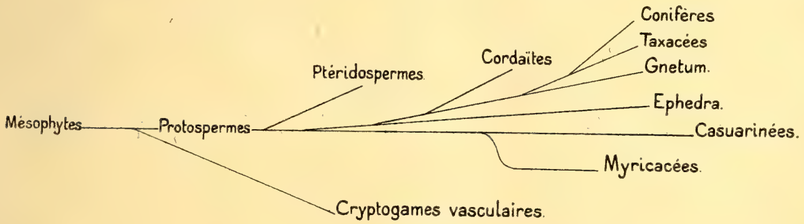


Fig. 2. — Affinités des Amentales. — Tronc des Casuarinées et branche de remplacement des Myricacées.

En 1916, T.-G. Halle observait le *Sporogonites exuberans*, dans le Devonien inférieur, tandis que les Cryptogames vasculaires ne sont pas signalées, avec le genre *Knorria*, avant le Devonien supérieur.

Les relations généalogiques des Casuarinées avec les groupes inférieurs de végétaux sont claires. Elles proviennent par filiation directe, quoique éloignée, des Muscinées ou de

quelque autre Mésophyte et gardent une parenté plus proche, quoique collatérale, avec les Gymnospermes. Comme ce sont incontestablement des Angiospermes et des Dicotylédones, elles fixent l'origine des Dicotylédones en général et leur antériorité aux Monocotylédones. Toutefois la suppression des vestiges bryophytiques propres aux Casuarinées prouve que les autres Dicotylédones ont divergé de la ligne droite qui mène des Mésophytes aux Casuarinées ; mais l'écart est récent et faible, comme l'indiquent les caractères communs qui font considérer les Casuarinées comme un ordre de la classe des Amentales (fig. 2).

FILIATION DES ORDRES DE LA CLASSE DES AMENTALES.

La proche parenté des Casuarinées avec les Amentales n'est pas contestée. Sans méconnaître leurs affinités avec les *Ephedra*, Endlicher les inscrivait à la base des Juliflores. Tout en suivant l'ordre rétrograde, Alph. de Candolle les place aussi entre les Amentacées et les Conifères ; il termine les Monochlamydées par une série de familles : Chloranthacées, Pipéracées, Juglandées, Amentacées, Casuarinées, Conifères, Cycadées, qui, débarrassée des deux dernières familles, répond à notre classe des Amentales. Adrien de Jussieu reprend l'ordre progressif ; ses Angiospermes Diclines Pénéanthées, succédant aux Gnétacées, débutent par les Casuarinées, Myricées, Bétulinées, Juglandées, Salicinées, Balsamifluées, Platanées.

La plupart des Amentales ont dévié de la ligne menant directement des Muscinées aux Casuarinées. Les Cupulifères s'en sont peu écartées. Au-dessous d'elles s'est détachée la branche des Myricinées, qui, par sa puissante évolution, s'est redressée comme une branche sympodique et a repris la direction ascendante du tronc émacié au-dessus d'elle. De cette branche terminée par les Myricinées (Myricacées, Garryacées, Balanopsées), partent les Salicinées, les Pipérinées, les Chloranthinées, les Juglandinées. Malgré leurs ovules nombreux et anatropes, les Salicacées ont dû se détacher de bonne heure, si l'on en juge d'après l'absence de périgone, l'ovaire

uniloculaire, les stipules, etc. Le disque indique une affinité avec les Myricacées où il est ébauché. Malgré la supériorité de leur appareil végétatif, les Juglandacées se sont écartées tardivement et faiblement des Myricacées. Les Pipérinées et les Chloranthinées occupent une position intermédiaire.

Les Cupulifères sont souvent considérées comme le terme de l'évolution des Amentales. L'ovaire pluriloculaire, les ovules anatropes des Castanéacées parlent en faveur de cette opinion, et l'on est tenté d'élever au même niveau les Casuarinées auxquelles des ouvrages classiques attribuent aussi deux loges et des ovules pendants, anatropes, hyponastes. Mais, en suivant le développement, J. Poisson (1) a reconnu que les ovules de *Casuarina* sont d'abord dressés au centre de l'ovaire et droits. Entraînés par l'accrescence du placenta qui cloisonne tardivement l'ovaire, ils bombent leur base vers la cavité sans que leur sommet cesse de se diriger vers le haut ; en un mot, ils débutent comme les ovules des Myricacées, des Juglandacées, des Pipéracées, mais prennent ensuite une apparence intermédiaire entre l'ovule droit et l'ovule anatrope.

Parmi les Cupulifères, les Corylacées et les Bétulacées ressemblent aux Casuarinées par le cloisonnement tardif et incomplet de l'ovaire et par la séparation des loges d'anthère. Les stigmates, généralement transverses, sont médians chez les *Carpinus*, comme chez les *Casuarina*. L'appareil végétatif s'affranchit plus complètement chez les Cupulifères que chez les Casuarinées, mais en abandonnant d'abord à l'appareil reproducteur un axe d'inflorescence. Les progrès réalisés des Casuarinées aux Cupulifères sont incontestables, mais ils se sont accomplis indépendamment des progrès de même ordre réalisés dans les autres branches d'Amentales.

Celles-ci présentent avec des familles supérieures des affinités généralement reconnues par Hallier. Mais nous considérons comme une suite de l'évolution des Amentales ce que, dans chacune d'elles, Hallier prenait pour une involution. Les dérivés des Salicacées s'élèvent par les Lacisté-

(1) J. Poisson, Recherches sur les *Casuarina* (*Nouv. Arch. du Muséum*, Mémoires, t. X, 1876).

macées encore amphigones aux Flacourtiacées ; ceux des Pipéracées aux Hydnoracées et aux Nymphéacées ; le genre *Juliania* conduit des Juglandacées aux Térébinthacées ; ses canaux sécréteurs corticaux sont semblables aux canaux médullaires des Balsamifluées (*Liquidambar*). Nulle famille n'a une position plus discutée que cette dernière ; elle a des

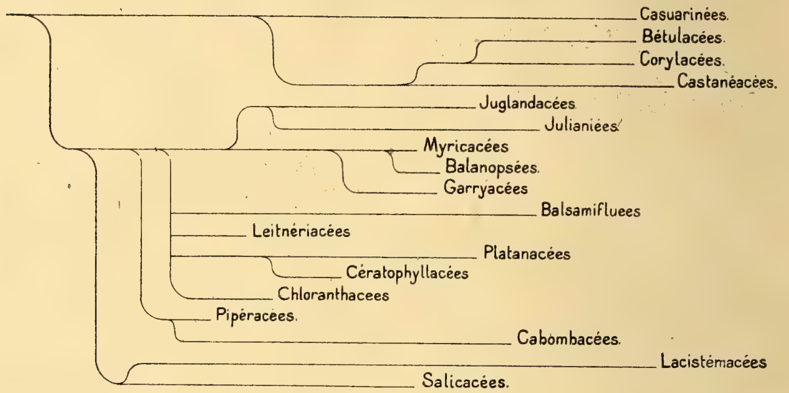


Fig. 3. — Filiation des familles de la classe des Amentales réparties en sept ordres : 1. Casuarinées terminant le tronc ; 2. Cupulifères (Castanéacées, Corylacées, Bétulacées) détachées du tronc ; 3. Myricinées (Myricacées, Garryacées, Balanopsées) terminant une grosse branche partant du tronc. De cette branche partent de bas en haut : 4. Salicinées (Salicacées, Lacistémacées) ; 5. Pipérinées (Pipéracées, Cobombacées) ; 6. Chloranthinées (Chloranthacées, Platanacées, Cératophyllacées, Leitnériacées, Balsamifluées) ; 7. Juglandinées (Juglandacées, Julianiées).

affinités reconnues ou soupçonnées avec les Myricacées par Ach. Richard, les Salicinées et les Chloranthinées (Platane), par Decaisne et Lemaout, les Cupulifères par Blume et Baillon. Comme tant de groupes critiques, elle a trouvé un refuge parmi les Saxifragacées, près des Hamamélidées, dont Baillon fait dériver les Platanacées et les Corylacées. Toutes ces vues divergentes se concilient si l'on fait partir les Balsamifluées du rameau des Chloranthinées, qui, lui-même, se détache, comme les Juglandinées, de la branche des Myricinées (fig. 3).

CONCLUSIONS.

1. L'amphigonelle des Amentales est un appareil reproducteur muni d'un axe polycentrique unique, tenant du stipe par la propriété de se diviser. Elle n'a pas, comme l'inflorescence, des axes monocentriques multiples. Chaque branche de partition résultant de l'allongement d'un sommet ou centre de croissance a la valeur d'un stipomère, non d'un axe indépendant né d'un bourgeon à l'aisselle d'une bractée.

2. Chaque sommet est susceptible de s'organiser en gonocline portant une gonelette. L'ensemble des gonelettes d'une amphigonelle équivaut à une acrogonelle ou à une anthogonelle, l'ensemble des gonoclines au réceptacle, le tronc commun de l'axe polycentrique au pédicelle des gonelles de type supérieur.

3. Comme le pédicelle, l'axe polycentrique naît à l'aisselle d'une feuille modifiée ou non en bractée ou prolonge une tige feuillée. Dans le premier cas, l'amphigonelle axillaire est une pousse entière, reproductrice ; dans le second cas, l'amphigonelle terminale est une portion de pousse mixte, en partie végétative, en partie reproductrice.

4. L'amphigonelle, sans être elle-même une inflorescence, a l'apparence d'un capitule, d'un épi ou d'un glomérule, selon que les sommets sont uniformément répartis à la périphérie d'un axe, soit court, soit long, ou confluents vers l'extrémité d'un axe court.

Chez les Cupulifères, les amphigonelles ont un axe oligocentrique. Elles sont groupées à l'aisselle des phyllomes d'un axe monocentrique. Tantôt cet axe est une vraie tige et ses appendices des feuilles végétatives typiques (*Quercus*, *Fagus*) ; tantôt la pousse stérile qui porte les petites amphigonelles est modifiée de telle sorte que l'axe fonctionne comme pédoncule, les phyllomes comme bractées ; dans ce dernier cas, les amphigonelles font partie d'une inflorescence dans laquelle une pousse végétative reste subordonnée aux pousses reproductrices.

5. Les amphigonelles renferment des organes sexuels ;

elles sont unisexuées chez les Amentales inférieures, puis bisexuées. Les organes mâles, homologues des microsporanges, sont les sacs polliniques ; primitivement isolés, ils sont, chez les Amentales, réunis par paire dans une loge d'anthère. Les organes femelles, homologues des macrosporanges, sont les sacs gynogéniques logés dans le nucelle.

6. Les appendices de l'amphigonelle sont des frondomes constants comme les organes sexuels dont ils dépendent et des phyllomes qui manquent rarement. Les premiers attestent la valeur de stipe de leur support ; les seconds lui confèrent en outre la valeur de caulome.

7. Le frondome mâle, formant avec les organes sexuels une étamine, se compose d'un filet entier ou divisé, d'un connectif et d'une anthère divisée en deux loges écartées ou contiguës. Il est primitivement dichotome et divisé en deux filets et deux anthères uniloculaires. La suppression de la dichotomie progressant de bas en haut aboutit à l'étamine composée d'un filet entier et d'une anthère biloculaire.

8. Le frondome femelle se compose des ovules renfermant les nucelles, des placentas et des stigmates.

9. L'existence de carpelles n'est pas démontrée chez les Amentales. Leur ovaire n'est pas formé d'appendices ; c'est un axocarpe, c'est-à-dire une émergence caulinaire enveloppant les frondomes femelles ou chacun d'eux en particulier. Les cloisons sont des excroissances de la paroi caulinaire (Juglandacées) ou des prolongements du placenta (Casuarinées, Bétulacées).

10. Les phyllomes de l'amphigonelle sont des sépales et des bractéoles.

11. Les sépales, directement annexés aux frondomes sexués, forment le périgone. La gonelette, primitivement nue, devient homochlamydée par l'adjonction d'un périgone. Les frondomes, n'étant pas homologues des phyllomes, sont d'abord soustraits aux règles phyllotaxiques qui atteignent le périgone. Dans les groupes inférieurs, les sépales sont souvent superposés aux étamines ou aux stigmates. Dans des groupes plus avancés, le périgone primitif, suppléé par des phyllomes plus extérieurs, prendra la place de l'axocarpe ;

contractant une intime union avec les frondomes femelles, il deviendra l'ovaire formé de carpelles.

12. D'après leur répartition sur les gonoclines, sur la portion indivise de l'axe polycentrique ou à la limite des deux zones, les bractéoles se partagent en périclinales, apoclinales et proclinales. Étroitement associées aux premières, ces dernières constituent avec elles le péricline autour des gonelettes isolées ou des groupes de gonelettes confluentes. Tous ces phyllomes se succèdent suivant les règles phyllotaxiques, obscurcies seulement pour les plus élevés, par suite de la partition de l'axe, de l'écartement, du rapprochement ou de la confluence des sommets.

13. Dans quelques amphigonelles femelles, les bractéoles du péricline sont soulevées en tout ou en partie par une émergence de l'axe. Cette émergence caulinaire est la portion fondamentale de la cupule.

L'ovaire des Amentales est une émergence de même valeur morphologique, soulevant souvent le périgone comme la cupule soulève le péricline. La cupule n'est bien différenciée que chez les Cupulifères. Dans des familles inférieures, Myricacées, Juglandacées, on en aperçoit la première ébauche encore confondue avec l'ovaire.

14. Le passage de l'amphigonelle à l'acrogonelle a été pris sur le fait chez quelques Amentales, telles que les Chloranthinées, les Pipérinées, les Cupulifères. La même filiation est imputable à la majorité des Dicotylédones pourvues d'acrogonelles ou acrogones, car, à défaut de termes intermédiaires entre l'amphigonelle et l'acrogonelle, comme dans les cas précédents, d'autres indices trahissent leurs affinités avec les Amentales.

15. Comparant la classification naturelle à la reconstitution d'un arbre généalogique, nous avons cherché à fixer la phylogénie des Amentales. Même dans un cadre aussi restreint et aussi bien circonscrit, il n'est pas possible de tracer une ligne droite de quelque étendue réunissant des ordres, des familles, des genres enchaînés par une filiation directe. En tenant compte des divers indices d'affinité, on obtient un système de rameaux courts naissant l'un de l'autre sous

divers angles de divergence. Par les Casuarinées, les Amentales continuent directement les Protospermes, souche commune des Gymnospermes et des Angiospermes, dérivée elle-même des Mésophytes, souche des Muscinées. Ce sont des dérivés en ligne directe de plantes voisines des Muscinées, dont elles gardent des vestiges ; elles ont de plus une parenté collatérale assez proche avec des Gymnospermes, notamment les Gnétacées du genre *Ephedra*. Les Cupulifères, tout en s'élevant plus haut que les Casuarinées, ont moins divergé de la lignée principale que les Myricinées détachées beaucoup plus bas ; les autres ordres, Salicinées, Pipérinées, Chloranthinées, Juglandinées, partent à divers niveaux de la branche terminée par les Myricacées.

NOTES SUR DES ESPÈCES CONTINENTALES AFRICAINES DU GENRE "BAPHIA" AFZELIUS

Par É. DE WILDEMAN

L'étude des Légumineuses africaines mériterait d'être vivement poussée, car les plantes de cette famille présentent, tant au point de vue scientifique pur qu'au point de vue économique, un intérêt considérable.

Les Légumineuses sont, on le sait, très répandues sur le continent africain ; elles ont par ce fait une grande importance pour la géo-botanique, mais elles sont malheureusement encore fort mal connues dans les différentes phases de leur développement. Peu nombreuses sont les espèces dont fleurs et fruits ont été décrits ; plus rares encore sont celles dont les propriétés économiques ont été étudiées, et cependant nombreuses sont les Légumineuses dont le bois a de la valeur, dont les écorces sont résineuses ou tannifères, dont les graines sont oléagineuses.

Durant ces dernières années, il nous a été possible d'étudier un certain nombre de plantes congolaises de cette famille, particulièrement des essences ligneuses; nous avons été amené par ces recherches à établir des clefs analytiques qui nous ont forcé à créer des espèces nouvelles.

Nous admettons ici l'espèce dans le sens généralement admis par les systématiciens, sans prétendre que notre appréciation soit immuable et que des travaux ultérieurs ne démontreront pas la non-valeur de nos créations, soit qu'il

faille rapporter nos plantes à des types supérieurs (*linnéens*) ou les morceler en types secondaires (*jordaniens*).

Dans ces études sur le genre *Baphia*, nous avons accepté les subdivisions proposées par le Dr Harms, bien que certaines d'entre elles, par exemple les *Genuinæ* et les *Racemiferæ* des *Delaria* soient, semble-t-il, unies par des formes de passage. La disposition des fleurs en racèmes paraît être le résultat d'un avortement ou d'une chute prématurée des feuilles du rameau florifère, et, dans certains cas, il nous a paru difficile de certifier que des inflorescences sont de vrais racèmes ou des rameaux privés accidentellement de feuilles.

Nous republions ici la distribution des plantes congolaises; cette énumération annule celle publiée antérieurement dans le *Sylloge* de Durand, car des plantes changent de nom et d'autres doivent, au moins momentanément, être rayées de la flore congolaise (1).

Dans ce nouveau relevé, plusieurs espèces congolaises devraient encore être soumises à vérification; mais il nous manque, pour ce faire, des documents authentiques. Une revision monographique de ce genre devrait être faite.

BAPHIA Afzelius.

Delaria.

Fleurs, plus ou moins longuement pédicellées, solitaires, géminées ou fasciculées à l'aisselle des feuilles, paraissant parfois en racèmes par suite de la chute prématurée des feuilles .... GENUINÆ Harms.
  Calice glabre ou parfois velu vers le sommet, jamais soyeux.
    Ovaire glabre.
      Calice environ aussi long que la corolle.

(1) Les espèces de la flore congolaise ont, dans l'énumération des espèces des subdivisions *Delaria* et *Bracteolaria*, leur nom précédé d'un astérisque.

Pédicelle glabre ou velu vers le sommet seulement :

Pédicelles de 3-15 millimètres de long ; pétiole de 2-5 millimètres. .... *B. Preussii.* *B. Wollastoni.* *B. Mildbrædii.*

Pédicelles de 13-23 millimètres de long; pétiole de 4-9 millimètres :

Pédicelles de 13-20 millimètres; pétiole de 5-9 millimètres................ *B. Verschuereni.*

Pédicelles de 18-20 millimètres; pétiole de 4-6 millimètres................ *B. angolensis.*

Pédicelles de 18-23 millimètres; pétiole de 5-8 millimètres................ *B. gracilipes.*

Pédicelle velu :

Nervure médiane de la face inférieure velue ciliée...... *B. barombiensis.*

Nervure médiane et limbe à la face inférieure glabres. *B. Dewevrei.*

Calice environ de la moitié de la longueur de la corolle.......... *B. nitida.*

Ovaire pubéruleux ou velu :

Pédicelle glabre :

Pédicelle de 9-17 millimètres de long.................... *B. bipindensis.*

Pédicelle de 20-30 millimètres de long.................... *B. longepedicellata.*

Pédicelle velu :

Bractéoles plus ou moins linéaires, caduques.............. *B. cornifolia.* *B. compacta.*

Bractéoles suborbiculaires persistantes :
Limbe foliaire de 16 × 7 centimètres . . . . *B. crassifolia.*
Limbe foliaire de 5-12 × 1,2-6 centimètres :
Bractéoles de 3 millimètres de long ; feuilles de 6-10 × 3-4 centimètres. *B. densiflora.*
Bractéoles de 1-5 millimètres environ de long ; feuilles de 3-12 × 1,2-5 centimètres :
Stipules rapidement caduques . . . . *B. odorata.*
Stipules de 10 millimètres environ de long, plus ou moins longtemps persistantes . . . . *B. Solheidi.*

Calice plus ou moins fortement velu, généralement soyeux :
Ovaire glabre :
Pétiole de 10-12 millimètres de long . . . . *B. pubescens.*
Pétiole de 15-12 millimètres de long . . . . *B. cuspidata.*
Ovaire velu . . . . *B. polyantha*, *B. Schweinfurthii*, *B. Henriquesiana*, *B. longepetiolata*, *B. Dinklagei*, *B. eriocalyx*, *B. Busseana*, *B. batangensis*, *B. Couraui*, *B. punctulata*, *B. massaiensis*, *B. obovata*, *B. acuminata*, *B. Bequaerti*, *B. Ringoeti.*

Fleurs plus ou moins longuement pédicellées formant des racèmes simples ou ramifiés, axillaires ou terminaux . . . . RACEMIFERÆ Harms.

Calice glabre :
- Ovaire glabre.................... *B. brachybotrys.*
- Ovaire velu...................... *B. Kirkii, B. Buettneri, B. silvatica, B. leptobotrys* et var. *nigerica, B. hylophila, B. orbiculata, B. bipindensis* (1).

Calice pubéruleux ou velu :
- Ovaire glabre.................... *B. cordifolia.* *B. maxima* (2). *B. Claessensi.*
- Ovaire velu (3) :
  - Calice à cinq dents triangulaires plus ou moins profondes :
    - Bractéoles suborbiculaires de 4 millimètres environ de long. *B. macrocalyx.*
    - Bractéoles lancéolées de 1-2,5 millimètres de long.......... *B. Bergeri.*
  - Calice à peine émarginé ou denticulé au sommet :
    - Bractéoles linéaires caduques, trace d'insertion à la base du calice...................... *B. Gilleti.*
    - Bractéoles ovales ou elliptiques, persistantes :
      - Calice de 18-20 millimètres de long, pédicelle atteignant 22 millimètres de long.... *B. spathacea* et var. *scandens.*
      - Calice de moins de 18 millimètres de long :
        - Pédicelle de 7-12 millimètres de long :
          - Limbe foliaire de 3,5-14 × 1,4-6 centimètres ;

(1) Cf. aussi *Genuinæ.* — Dans ce groupe vient peut-être se classer le *B. obanensis* Baker, dont l'ovaire n'est pas décrit.

(2) Emplacement douteux. Cf. HARMS, *in* ENGLER et PRANTL, *Nachtr.*, I (1897), p. 200.

(3) Emplacement douteux dans ce groupe : *B. pilosa* et *B. chrysophylla.*

pétiole de 3-15 millimètres de long....... *B. Klainei* et var. *patulo-pilosa.*

Limbe foliaire de 6-15 × 3-8 centimètres ; pétiole de 6-35 millimètres de long....... *B. calophylla.*

Limbe foliaire de 7-10 × 4-5,5 centimètres ; pétiole de 12-13 millimètres de long....... *B. Vermeuleni.*

Pédicelle de 15-25 millimètres de long.......... *B. Pierrei.*

***Baphia acuminata** De Wild., *Énum. Pl. Laurent.* (1905), p. 104 ; Durand, *Syll. Fl. congol.*, p. 166 (1).

Wanie Rukula, 16 janvier 1904 (Ém. et M. Laurent); en aval de Basoko, 11 janvier 1904 (Ém. et M. Laurent).

Baphia angolensis Welw. *ex* Baker, *in* Oliver, *Fl. trop. Afr.* (1871), II, p. 249.

Observation. — Cette espèce ne peut être considérée actuellement comme existante au Congo.

Baphia barombiensis Taub., *in* Engler, *Bot. Jahrb.*, XXIII (1896), p. 177.

Baphia batangensis Harms, *in* Engler, *Bot. Jahrb.*, XXXIII (1902), p. 166.

***Baphia Bequaerti** De Wild., *in* Fedde, *Repertoriun*, XIII (1914), p. 116 ; De Wild., *Not. fl. Katanga*, IV (1914), 13.

Élisabethville, 18 et 24 avril 1912 (J. Bequaert, nos 337 et 340. — Petit arbre à fleurs blanches).

***Baphia Bergeri** De Wild., nov. sp. (2).

(1) Les espèces dont le nom est précédé d'un astérisque sont celles à considérer, actuellement, comme appartenant à la flore congolaise.

(2) *Baphia Bergeri:* Arbor vel arbusculus ; ramis juvenilis brunneo-velutinis, demum glabris, lenticellatis lenticellis brunneolis; foliis petiolatis, petiolo glabro, 3,5-10 cm. longo, lamina elliptica vel ovata, 10-20 cm. longa et 4-8,5 cm. lata, basi rotundata, late cuneata vel subcordata, apice breviter acuminata,

Arbre ou arbuste ; rameaux velus-brunâtres, devenant glabres, à lenticelles brunâtres, feuilles pétiolées, à pétiole glabre de 3,5-10 centimètres de long ; limbe elliptique ou ovale de 10-20 centimètres de long et 4-8,5 centimètres de large, arrondi, largement cunéiforme ou subcordé à la base, courtement acuminé au sommet, glabre sur les deux faces ; nervure médiane légèrement en creux sur la face supérieure, en relief sur la face inférieure; nervures latérales principales au nombre de 9-10 de chaque côté de la nervure médiane, fleurs pédicellées, ou inflorescences atteignant 8 centimètres de long, à pédicelle velu, de 5-10 millimètres de long ; bractéoles velues, de 2^{mm},5 environ de long, disposées à la base du calice, géminées; calice spathacé densément velu brunâtre extérieurement, de 12 millimètres environ de long, à 5 dents plus ou moins profondes ; vexillum environ aussi long que le calice, velu extérieurement ; ovaire densément velu-brunâtre, à style glabre seulement au sommet.

Maniema, 1909 (Berger).

Observation. — Cette espèce du groupe *Delaria-Racemiferæ* se range par son ovaire velu, son calice velu à cinq dents irrégulières et plus ou moins profondes, dans le voisinage du *B. macrocalyx* Harms, dont il diffère par les bractéoles lancéolées de 1-2,5 millimètres de long et non suborbiculaires de 4 millimètres environ de long.

Cette espèce, dont nous n'avons vu que deux rameaux, est aussi remarquable par la longueur des pétioles, relativement variable, sur le même rameau.

Baphia brachybotrys Harms, *in* Engler et Prantl, *Pflanzenf. Nachtr.* (1897), p. 200 ; et *in* Engler, *Bot. Jahrb.*, XXVI (1899), p. 281.

Baphia bipindensis Harms, *in* Engler, *Bot. Jahrb.*, XXXIII (1902), p. 165.

Baphia Buettneri Harms, *in* Engler et Prantl, *Pflanzenf. Nachtr.* (1897), p. 200; et *in* Engler, *Bot. Jahrb.*, XXVI (1899), p. 281.

Baphia Busseana Harms, *in* Engler, *Bot. Jahrb.*, XXXIII (1902), p. 166.

supra et infra glabra, nervis lateralibus I utrinque 9-10 ; inflorescentiis usque 8 cm. longis, floribus pedicellatis, pedicello velutino, 5-10 mm. longo, bracteolis velutinis, circ. 2,5 mm. longis ; calyce spathaceo, extus dense brunneo-velutino, circ. 12 mm. longo, apice plus minus profundo 5-dentato, dentibus subtriangularibus ; vexillum extus velutinum calyce subæquilongum ; ovario dense brunneo-velutino, stylo basi velutino apice glabro.

Baphia calophylla HARMS, *in* ENGLER, *Bot. Jahrb.*, vol. XLIX (1913), p. 433.

***Baphia chrysophylla** TAUB., *in* ENGLER, *Bot. Jahrb.*, XXIII (1896), p. 175 ; DURAND, *Syll. Fl. congol.*, p. 167.

***Baphia Claessensi** DE WILD., nov. sp. (1).

Arbre ou arbuste ; rameaux courtement et densément tomenteux, devenant glabres, à lenticelles blanchâtres ; feuilles pétiolées, à pétiole de 4-10 millimètres de long, velu, limbe de 3,5-11 centimètres de long et 11-45 millimètres de large, elliptique, arrondi à la base, acuminé subobtus au sommet, glabre sur la face supérieure, velu sur la face inférieure; nervure médiane en creux léger sur la face supérieure, en relief sur la face inférieure; nervures latérales principales au nombre de 10-11 de chaque côté de la nervure médiane ; fleurs en racèmes axillaires atteignant 7 centimètres de long, formant des panicules plus ou moins développées; pédicelle velu de 4-5 millimètres de long, bractéoles linéaires, caduques, velues, disposées à 2-4 millimètres en dessous de la base du calice, géminées, de 3 millimètres environ de long, calice velu-séricé extérieurement, de 13-15 millimètres de long, obscurément denté au sommet ; vexillum onguiculé de 16 millimètres environ de long ; carène de 14-15 millimètres de long, ailes de 14 millimètres environ de long et 4 millimètres de large; étamines 10, libres, à filaments glabres de 10 millimètres environ de long; ovaire glabre, à style glabre.

Kole, décembre 1909 (J. Claessens, nº 268).

OBSERVATION. — Ce *Delaria* du groupe des *Racemiferæ* devrait, de par son calice velu et son ovaire glabre, se ranger dans le voisinage des *B. cordifolia* et *maxima*; il a, comme nous le disons à propos du *B. Gilleti*, des analogies avec cette espèce, dont il se différencie très nettement par la non-villosité de son ovaire et par la disposition différente des bractéoles sous-calicinales.

(1) *Baphia Claessensi* : Arbor vel arbusculus, ramis breviter sed dense tomentosis, demum glabris, lenticellatis lenticellis subalbidis ; foliis petiolatis, petiolo 4-10 mm. longo, velutino, lamina 3,5-11 cm. longa et 11-45 mm. lata, elliptica, basi rotundata, apica acuminata, acumine subobtuso, supra glabra, infra velutina, nervo mediano supra leviter insculpto, nervis lateralibus I utrinque circ. 10-11; racemis axillaribus usque 7 cm. longis, plus minus paniculatis; floribus pedicellatis, pedicello velutino, 4-5 mm. longo, bracteolis linearibus, caducis, velutinis, 2-4 mm. infra basi calycis geminatis, circ. 3 mm. longis ; calyce extus sericeo-velutino, 13-15 mm. longo, apice obscure dentato ; vexillum unguiculatum, circ. 16 mm. longum, carina 14-15 mm. longa, alis 14 mm. longis et 4 mm. latis, filamentis staminum glabris circ. 10 mm. longis; ovario glabro, stylo glabro.

***Baphia compacta** De Wild., in *Ann. Mus. Congo*, sér. V, II, 142 (1907).

Lukolela, juillet 1906 (L. Pynaert, n° 187).

Baphia Conraui Harms, *in* Engler, *Bot. Jahrb.*, XXXIII, (1902), p. 167.

Baphia cordifolia Harms, *in* Engler, *Bot. Jahrb.*, XXXIII (1902), p. 167.

Baphia cornifolia Harms, *in* Warb., *Kunene Sambesi Exped.* (1903), p. 252.

Baphia crassifolia Harms, *in* Engler et Prantl, *Pflanzenf. Nachtr.* (1897), p. 200 ; et *in* Engler, *Bot. Jahrb.*, XXVI (1899), p. 280.

Observation. — Les espèces signalées antérieurement sous ce nom dans les travaux sur la *Flore congolaise* ne peuvent être rapportées à ce type dont les collections berlinoises paraissent renfermer des formes très différentes, qui seront peut-être à ranger ultérieurement dans plusieurs types spécifiques.

Baphia cuspidata Taub., *in* Engler, *Bot. Jahrb.*, XXIII (1896), p. 176.

***Baphia densiflora** Harms, *in* Engler et Prantl, *Pflanzenf. Nachtr.* (1897), p. 200; et *in* Engler, *Bot. Jahrb.*, XXVI (1899), p. 280 ; Durand, *Syll. Fl. congol.*, p. 167.

Mukenge, 1882 (Pogge, n° 819).

***Baphia Dewevrei** De Wild., nov. sp. (1).

Baphia angolensis et *congolensis* (err. cal.), ex *Notul. Fl. congol.*, div. p. p.

Arbre de 25-30 mètres de hauteur; rameaux courtement velus à l'état jeune, devenant glabres assez rapidement ; feuilles pétiolées à

(1) *Baphia Dewevrei :* Arbor usque 25-30 m. altus ; ramis juvenilis velutinis, plus minus rapide glabris; foliis petiolatis, petiolo glabro 6-25 mm. longo, lamina elliptica vel ovata, 4,5-16 cm. longa et 18-60 mm. lata, basi rotundata, apice plus minus longe acuminata, acumine angusto, obtuso, supra et infra glabra, nervo mediano supra leviter insculpto, nervis lateralilus I utrinque 9-10; floribus albidis, odoratis, paucifasciculatis, axillaribus, pedicellatis, pedicello breviter velutino, 6-8 mm. longo ; bracteolis geminatis, velutinis, 1,5 mm. circ. longis; calyce extus glabro sed apice puberulo, 12-17 mm. longo, apice subemarginato ; vexillum glabrum 12 mm. circ. longum, carina 12 mm. circ. longa, alis 14 mm. circ. longis et 6-7 mm. latis ; filamentis staminum glabris circ. 10 mm. longis; ovario glabro vel sutura dorsali sparsissime piloso ; fructibus compressis usque 11 cm. longis et 22 mm. latis, glabris ; seminibus compressis 15 mm. circ. longis et 9 mm. latis, glabris.

pétiole glabre de 6-25 millimètres de long; limbe elliptique ou ovale, de 4,5-16 centimètres de long et 18-60 millimètres de large, arrondi à la base, plus ou moins largement acuminé au sommet, à acumen étroit, obtus, glabre sur les deux faces; nervure légèrement en creux sur la face supérieure, en relief sur la face inférieure; nervures latérales principales au nombre de 9-10 de chaque côté de la nervure médiane; fleurs blanches odorantes, en fascicules pauciflores axillaires, à pédicelle courtement velu de 6-8 millimètres de long; bractéoles disposées à la base du calice, géminées, velues de $1^{mm},5$ de long, calice glabre extérieurement sauf au sommet, de 12-17 millimètres de long, émarginé; vexillum glabre, de 12 millimètres de long; carène d'environ 12 millimètres de long; ailes de 14 millimètres environ de long et de 6-7 millimètres de large; étamines 10 libres, à filaments glabres de 10 millimètres environ de long; anthères d'environ 2 millimètres de long; ovaire glabre sauf quelques poils sur la suture dorsale, style glabre; fruit atteignant 11 centimètres de long et 22 millimètres de large, très plat, glabre, terminé par la base du style, graine plate de 15 millimètres environ de long et 9 millimètres de large, glabre.

Congo (A. Dewèvre, nº 669c. — Nom ind. : Bompompolo); Matadi, 1904 (Ém. et M. Laurent); Bolobo, 11 décembre 1903 (Ém. et M. Laurent); Thibangu, janvier 1910 (A. Sapin); Kinshassa, février 1905 (M. Laurent, nº 492); Eala, juin 1905 (M. Laurent, nº 1674, 1147); Bomana-sur-Giri, 1912 (A. Sapin); lac Tumba, 16 décembre 1903 (Ém. et M. Laurent); Forêt de Bumbaye, novembre 1903 (Ém. et M. Laurent); Lubamiti (Kuti), 1909 (Janssens); Yoko-Punda, décembre 1904 (Éd. Lescrauwaet, p. 288); Katako-Kombe, janvier 1910 (J. Claessens, nos 359, 639); Gombe (Équateur), 1912 (A. Sapin); Yambinga, mars 1906 (M. Laurent, nº 1668); Mogandjo, 1906 (M. Laurent, nº 1669); Munungu, 1910 (A. Sapin); Chenal, 1903 (Ém. et M. Laurent); Barumbu, 1906 (M. Laurent, n. 1672); Lukombe, décembre et octobre 1910 (A. Sapin. — Noms ind. : Evoma [Bangala]; Kinkana [Bawana]; Motima [Bangala]); vallée de la Djuma, juillet 1902 (J. Gillet, nº 2723 *bis*, et L. Gentil); Lukolela, juillet 1906 (L. Pynaert, n. 200); Kikwit, 1914 (H. Vanderyst, n. 2941); Sankuru (Éd. Luja, nº 168. — Arbre de 8-10 mètres à fleurs blanches); Atenes, 1907 (A. Sapin, nº 63).

Observation. — Cette plante a été signalée au Congo, d'après la détermination de M. Micheli, sous le nom de *B. an-*

golensis, dont elle se différencie par la villosité des pédicelles, comme le fait voir notre projet de clef.

Elle paraît très variable et, entre les échantillons provenant des stations rappelées ci-dessus, on trouve des différences. Les trois derniers, par exemple, se font remarquer par des fleurs en fascicules multiflores souvent à plus de 10.

Les feuilles présentent des formes variées; nous n'avons osé nous baser sur elles pour établir des subdivisions. Il s'agirait d'étudier cette espèce sur place et d'essayer de suivre ses variations. Le *B. angolensis*, qui est à supprimer de la liste des plantes congolaises, demande également à être soumis à un nouvel examen.

Baphia Dinklagei HARMS, *in* ENGLER et PRANTL, *Pflanzenf. Nachtr.* (1897), p. 200; et *in* ENGLER, *Bot. Jahrb.*, XXVI (1899), p. 279.

Baphia eriocalyx HARMS, *in* ENGLER, *Bot. Jahrb.*, XXXIII (1902), p. 165.

***Baphia Gilleti** DE WILD., nov. sp. (1).

Arbre ou arbuste; rameaux courtement velus à l'état jeune, devenant plus ou moins glabres, à lenticelles blanches; feuilles pétiolées, à pétiole de 3-8 millimètres de long, courtement tomenteux, devenant glabre; limbe elliptique, de 3-8 centimètres de long et 14-33 millimètres de large, arrondi à la base, plus ou moins acuminé au sommet, glabre sur la face supérieure, sauf sur la nervure médiane, courtement et éparsement velu sur la face inférieure; nervure médiane légèrement en creux sur la face supérieure, en relief à la face inférieure; nervures latérales principales au nombre de 9-10 de chaque côté de la nervure médiane; fleurs formant des racèmes pauciflores, atteignant 3 centimètres de long; pédicelle velu de 5-7 millimètres de long, plus ou moins accrescent sous le fruit; bractéoles disposées à la base contre le calice, géminées, linéaires, velues, de

(1) *Baphia Gilleti:* Arbor vel arbusculus; ramis juvenilis breviter velutinis, demum plus minus glabris lenticellatis, lenticellis albidis, foliis petiolatis, petiolo 3-8 mm. longo, lamina elliptica, 3-8 cm. longa et 14-33 mm. lata, basi rotundata, apice plus minus acuminata, supra glabra sed nervo mediano subinsculpto sparse velutino, infra breviter et sparse velutina; nervis lateralibus I utrinque 9-10; racemis pauci vel plurifloribus usque 3 cm. longis, floribus pedicellatis, pedicello velutino 5-7 mm. longo; bracteolis subcalycinalibus, geminatis, linearibus, velutinis, 3-4 mm. longis, caducis; calyce spathaceo circ. 12 mm. longo, apice leviter emarginato, dorso dense velutino, subsericeo; vexillum 13 mm. circ. longum; carina 12 mm. circ. longa, alis 11 mm. longis et 4 mm. latis, filamentis staminum glabris 8-9 mm. longis; antheris circ. 15 mm. longis; ovario breviter velutino, stylo apice glabro.

3-4 millimètres de long, caduques ; calice spathacé de 12 millimètres environ de long, émarginé légèrement au sommet, densément velu, presque sérícé sur le dos ; vexillum de 13 millimètres environ de long ; carène de 12 millimètres de long, ailes de 11 millimètres environ de long sur 4 millimètres de large, étamines 10 libres, à filaments glabres de 8-9 millimètres de long ; anthères de 1-5 millimètres environ de long ; ovaire courtement velu, à style glabre vers le sommet.

Entre Kisantu et le Kwango, 1902 et 1904 (leg. R. P. Butaye, coll. J. Gillet, nos 2330, 3734) ; Bas-Congo, 1909 (Allard, nos 163 et 180).

Observation. — Par ses fleurs disposées en racèmes plus ou moins développés, peut-être par suite de la chute prématurée des jeunes feuilles, ce *Delaria* se range dans les *Racemiferæ*, groupe dans lequel nous séparons les espèces en deux subdivisions : ovaire velu, ovaire glabre. Dans la première, nous classons le *B. Gilleti*. Il a certaines analogies avec le *B. Claessensi* en suite de la présence de bractéoles linéaires caduques ; entre les deux espèces voisines, la différence s'établit par la disposition des bractéoles : contre le calice chez le *B. Gilleti*, à environ 3 millimètres de distance chez le *B. Claessensi* ; chez le dernier, l'ovaire est, nous l'avons dit, glabre.

Baphia gracilipes Harms, *in* Engler et Prantl, *Pflanzenf. Nachtr.* (1897), p. 200 ; et *in* Engler, *Bot. Jahrb.*, XXVI (1899), p. 280.

Baphia Henriquesiana Taub., *in* Engler, *Bot. Jahrb.*, XXIII (1896), p. 176.

Baphia hylophila Harms, *in* Engler et Prantl, *Pflanzenf. Nachtr.* (1897), p. 200 ; et *in* Engler, *Bot. Jahrb.*, XXVI (1899), p. 282.

Baphia Kirkii Baker, *in* Oliver, *Flor. trop. Afr.*, II (1871), p. 250.

Baphia Klainei De Wild. nov. sp. (1).

(1) *Baphia Klainei:* Scandens ; ramis breviter sed dense brunneo-velutinis, demum glabris ; foliis petiolatis, petiolo 4-12 mm. longo, velutino, lamina ovata vel elliptica, 3,5-11 cm. longa et 1,4-4,5 cm. lata, basi rotundata vel subcordata, apice acuminata, plus minus apiculata, supra glabra sed nervo mediano insculpto sparse piloso, infra breviter sed dense velutina, nervis lateralibus I utrinque 8-9 ; stipulis persistantibus, triangularibus, velutinis, striatis, 3-4 mm. longis ; racemis axillaribus usque 4 cm. longis, floribus pedicellalis, pedicello dense brunneo-velutino, 9-10 mm. longo basi bracteolato ; bracteolis

Plante grimpante ; rameaux densément mais courtement velus-brunâtres, devenant glabres ; feuilles pétiolées, à pétiole de 4-12 millimètres de long, velu ; limbe ovale ou elliptique de 3,5-11 centimètres de long et 1,4-4,5 centimètres de large, arrondi ou subcordé à la base, acuminé au sommet, plus ou moins apiculé, à apicule velu, glabre sur la face supérieure, sauf sur la nervure médiane en creux, courtement mais densément velu sur la face inférieure ; nervures latérales principales en relief, au nombre de 8-9 de chaque côté de la nervure médiane ; stipules persistantes triangulaires, velues, striées, de 3-4 millimètres de long ; fleurs pédicellées en racèmes axillaires atteignant 4 centimètres de long ; pédicelle densément velu brunâtre, de 9-10 millimètres de long, bractéolé à la base ; bractéoles sous-calycinales à la base du calice, géminées, elliptiques, glabres intérieurement, velues extérieurement, de 1-1,75 millimètres de long et 4,5-5 millimètres de long ; calice spathacé de 10 millimètres environ de long, densément velu extérieurement ; vexillum glabre de 11 millimètres environ de long ; carène de 10 millimètres de long ; ailes d'environ 10 millimètres de long, 10 étamines libres ; filets glabres de 5 millimètres environ de long ; anthères de 2 millimètres ; ovaire densément hirsute, style glabre.

Gabon, 1901 (R. P. Klaine, nº 2457. — Herb. L. Pierre et Herb. Brux.).

Observation. — Cette espèce de *Delaria-Racemiferæ* se range, d'après nous, dans le voisinage des *B. calophylla* Harms et *B. Vermeuleni* De Wild.

Nous n'insisterons pas sur les différences dont on pourra juger en comparant les descriptions ; nous en avons fait ressortir deux dans la clef analytique.

M. le Dr Harms, en note après la description de son *B. calophylla*, dit qu'il croit pouvoir rapporter le numéro ci-dessus de la collection du R. P. Klaine, ainsi que le numéro 859 de la même collection, au *B. pilosa* Baillon.

Nous n'avons pu faire un tel rapprochement, car la description de ce dernier *Baphia* est trop incomplète.

Nous signalons ce numéro 859 ci-après sous le nom de variété.

subcalycinalibus geminatis, ellipticis, intus glabris extus velutinis, 1-1,75 mm. latis et 4,5-5 mm. longis, calyce spathaceo circ. 10 mm. longo extus dense velutino ; vexillum glabrum circ. 11 mm. longum ; carina 10 mm. circ. longa, alis circ. 10 mm. longis ; filamentis staminum glabris, circ. 5 mm. longis, antheris circ. 2 mm. longis ; ovario dense hirsuto, stylo glabro.

Baphia Klainei var. **patulo-pilosa** De Wild. nov. var. (1).

Arbuste de 3-4 mètres, rameaux velus hirsutes, à poils étalés; feuilles pétiolées, pétiole velu à poils étalés, de 6-15 millimètres de long; limbe elliptique ou ovale, arrondi ou cordé à la base, acuminé et apiculé au sommet, glabre sur la face supérieure, sauf sur les nervures et en particulier sur la nervure médiane, en creux sur la face supérieure, en relief sur la face inférieure, velu sur la face inférieure; nervures latérales principales au nombre de 7-8 de chaque côté de la nervure médiane; fleurs en inflorescences courtes de 2cm,5 de long, pédicellées, à pédicelle velu, à poils étalés, de 6-10 millimètres de long, bractéolé, à la base; bractéoles sous-calycinales disposées à la base du calice, géminées, de 5 millimètres environ de long et 2 millimètres de large; calice relativement glabre, mais muni, surtout dans sa partie supérieure, de poils allongés, étalés-dressés, de 11 millimètres environ de long; vexillum glabre de 11 millimètres de long; carène de 13 millimètres de long, ailes de 13 millimètres de long et 4 millimètres de large; 10 étamines libres, à filaments de 5 millimètres environ de long; anthères de 1mm,5 de long; ovaire densément hirsute, à poils étalés dressés; style glabre.

Gabon, mars 1897 (R. P. Klaine, nº 859).

Observation. — Par son indûment hérissé, le numéro 859 se distingue du 2457, avec lequel il présente naturellement beaucoup d'analogie; la différence est surtout frappante pour le calice partiellement glabre dans la variété, tandis qu'il est totalement velu, même sérícé, dans le type.

Baphia leptobotrys Harms, *in* Engler et Prantl, *Pflanzenf. Nachtr.* (1897), p. 200; et *in* Engler, *Bot. Jahrb.*, XXVI (1899), p. 282.

Baphia leptobotrys var. **nigerica** Bak. fil., in *Cat. of the Pl.* coll. by Mr. et Mrs. Talbot, in the Oban District South Nigeria (1913), p. 26.

(1) *Baphia Klainei* var. *patulo-pilosa:* Arbusculus 3-4 m. altus; ramis velutino-hirsutis, pilis patulis: foliis petiolatis, petiolo patulo-hirsute 6-15 mm. longo, lamina elliptica vel ovata, basi rotundata vel cordata, acuminato-apiculata; supra glabra sed nervis sparse pilosis, infra velutina, nervis lateralibus 7-8; inflorescentiis brevibus circ. 2,5 cm. longis, floribus pedicellatis, pedicello patulo-hirsuto 6-10 mm. longo, basi bracteolato; bracteolis subcalycinalibus geminatis circ. 5 mm. longis et 2 mm. latis; calyce subglabro sed apice erecto-patulo piloso, circ. 11 mm. circ. longo; vexillum glabrum circ. 11 mm. longum, carina circ. 13 mm. longa; alis 13 mm. longis et circ. 4 mm. latis; filamentis staminum circ. 5 mm. longis, antheris circ. 15 mm. longis; ovario dense hirsuto, pilis erecto-patulis; stylo glabro.

***Baphia longepedicellata** De Wild. nov. sp. (1).

Arbre de la forêt ; rameaux glabres, grêles ; feuilles pétiolées ; pétiole grêle, glabre, de 5-12 millimètres de long ; limbe ovale-elliptique, arrondi à la base, plus ou moins longuement acuminé au sommet, glabre sur les deux faces, de 23-68 millimètres de long et 8-26 millimètres de large ; nervure médiane légèrement en creux sur la face supérieure, en relief sur la face inférieure ; nervures latérales principales au nombre de 6-7 de chaque côté de la nervure médiane ; fleurs pédicellées, à pédicelle grêle, glabre, de 20-30 millimètres de long, solitaires ou fasciculées à l'aisselle des feuilles, munies de bractéoles ; bractéoles subcalicinales géminées de moins de 1 millimètre de long, légèrement ciliées ; calice spathacé de 7-8 millimètres de long environ, émarginé au sommet, glabre sur les deux faces, vexillum de 15 millimètres environ de long sur 13 millimètres de large ; carène de 10-12 millimètres de long ; ailes de 12 millimètres environ de long sur 2mm,5 de large ; étamines 10, libres ; filaments de 5-7 millimètres de long ; anthères d'environ 1 millimètre de long ; ovaire velu jaunâtre à l'état sec ; style glabre à l'extrémité.

Yambinga, juillet 1910 (J. Claessens, nº 667. Arbre de la forêt utilisé en charpente. — Nom ind. : Matombe).

Observation. — Par son calice glabre, son ovaire velu, son pédicelle glabre, le *B. longepedicellata* (*Delaria*) se range dans le voisinage du *B. bipindensis*, dont les pédicelles sont plus courts, comme nous le faisons remarquer dans la clef analytique ; nous devons cependant faire observer que ce dernier peut être classé dans les *Racemosæ* par suite de la disposition de ses fleurs, qui peuvent paraître en racèmes. C'est là, comme nous l'avons déjà dit, un caractère peu net à remplacer.

Baphia longepetiolata Taub., *in* Engler, *Bot. Jahrb.*, XXIII (1896), p. 176.

(1) *Baphia longepedicellata :* Arbor ; ramis glabris, ramnlis gracilis, foliis petiolatis, petiolo gracile, glabro, 5-12 mm. longo, lamina ovato-elliptica, basi rotundata, apice plus minus longe acuminata, supra et infra glabra, 23-68 mm. longa et 8-26 mm. lata, nervo mediano supra leviter insculpto, nervis lateralibus I utrinque circ. 6-7 ; floribus pedicellatis, pedicello gracili, glabro, 20-30 mm. circ. longo, solitaribus vel fasciculatis, bracteolis subcalycinalibus geminatis infra 1 mm. longis, leviter ciliatis ; calyce spathaceo 7-8 mm. circ. longo apice leviter emarginato, extus et intus glabro ; vexillum 15 mm. circ. longum et 13 mm. latum, carina 10-12 mm. longa, alis circ. 12 mm. longis et 2,5 mm. latis ; filamentis staminum 5-7 mm. circ. longis, antheris circ. 1 mm. longis ; ovario luteolo-velutino ; stylo apice glabro.

Baphia macrocalyx HARMS, *in* ENGLER, *Bot. Jahrb.*, XI, (1907), p. 33, fig. 3.

Baphia massaiensis TAUB., *in* ENGLER, *Pflanzenw. Ost-Afr.*, C (1895), p. 203.

Baphia maxima BAKER, *in* OLIVER, *Fl. trop. Afr.*, II (1871), p. 250.

Baphia Mildbraedii HARMS, *in* AD. F. V. MECKLEMBURG, *Deut. Zentral Afrika Exped.*, 1907-1908, vol. II (1911), p. 242.

Beni, Semliki, 1908 (Mildbraed, n° 1995); Mawambi, Ituri (1908) (Mildbraed, n° 3078).

***Baphia nitida** AFZELIUS *ex* LODD., *Bot. Cab.* (1820), t. CCCLXVII; BAKER, *Fl. trop. Afr.*, II, p. 249; DURAND, *Syll. Fl. congol.*, p. 167.

Podalyria hæmatoxylon SCHUM. et THONN., *Pl. Guin.*, p. 202.
Baphia hæmatoxylon HOOK. F., *Fl. nigr.* (1899), p. 321.
Carpolobia versicolor G. DON, *Gard. Dict.*, I, p. 370.
Baphia leptostemma BAILLON, *in* ADANS., VI, p. 214 (*adnot.*).
Congo (1882) (Johnston).

Baphia obanensis BAK. FIL., in *Catalogue of the Plants* coll. by Mr. et Mrs. P.-A. TALBOT, in the Oban District South Nigeria (1913), p. 25.

Baphia obovata SCHINZ, in *Bull. Herb. Boiss.*, IV (1896), p. 815.

***Baphia odorata** DE WILD. nov. sp. (1).

Baphia angolensis, in *Notul. Fl. congol.*, p. p.
Baphia crassifolia, in *Notul. Fl. congol.*, p. p.

Arbre à rameaux courtement pubescents brunâtres, devenant plus

(1) *Baphia odorata:* Arbor; ramis breviter brunneo-pubescentibus demum plus minus glabrescentibus ; foliis petiolatis, petiolo sparse velutino vel glabro, 6-10 mm. longo, lamina 3-11 cm. longa et 15-58 mm. lata, basi rotundata vel cuneata, apice plus minus acuminata, acumine obtuso, supra et infra glabra, nervis lateralibus I utrinque circ. 6; stipulis caducis; floribus albidis, axillaribus, solitaribus vel geminatis, pedicellatis, pedicello gracili, breviter pubescenti, 5-11 mm. longo, bracteolis subcalycinalibus geminatis, cupulatis, persistantibus, suborbicularibus, 1-2 mm. circ. longis ; calyce spathaceo circ. 11 mm. longo, apice emarginato, glabro sed apice sparse piloso ; vexillum circ. 10 mm. longum ; carina circ. 10 mm. longa, alis unguiculatis circ. 10 mm. longis et 4,5 mm. latis ; filamentis staminum glabris 11 mm. circ. longis; antheris circ. 2 mm. longis; ovario dense velutino, stylo velutino; fructibus (maturis?) breviter velutino-tomentosis circ. 10 cm. longis et max. 21 mm. latis.

ou moins glabres ; feuilles pétiolées ; pétiole éparsement velu ou glabre, de 6-10 millimètres de long ; limbe de 3-11 centimètres de long et 15-58 millimètres de large, arrondi ou cunéiforme à la base, plus ou moins acuminé au sommet, à acumen obtus, glabre sur les deux faces ; nervure médiane très légèrement en creux sur la face supérieure, en relief sur la face inférieure ; nervures latérales principales au nombre de 6 environ de chaque côté de la nervure médiane ; stipules caduques ; fleurs blanches, pédicellées, solitaires ou géminées à l'aisselle des feuilles, paraissant parfois en racèmes par suite de la chute prématurée de feuilles ; pédicelle grêle, courtement pubescent, de 5-11 millimètres de long ; bractéoles persistantes disposées à la base du calice, suborbiculaires, géminées, de 1-2 millimètres de long, formant une cupule ; calice spathacé de 11 millimètres environ de long, émarginé denté au sommet, glabre sauf vers le sommet à poils épars ; vexillum de 10 millimètres environ de long ; carène de 10 millimètres de long ; ailes onguiculées de 10 millimètres de long et 4mm,5 de large ; étamines 10, libres ; filaments glabres de 11 millimètres environ de long ; anthères de 2 millimètres environ de long ; ovaire densément velu, à style velu presque jusqu'au sommet ; gousse (mûre ?) courtement tomenteuse, de 10 centimètres de long et au maximum 21 millimètres de large.

Eala, 31 mai 1905 (M. Laurent, nº 842. — Fleurs blanches odorantes. Bois dur) ; Barumbu, février 1906 (M. Laurent, nº 1671) ; Coquilhatville, 24 juillet 1906 (L. Pynaert, nº 292) ; Lukolela, juillet 1906 (L. Pynaert, nº 200 *bis*) ; Loange, janvier 1902 (L. Gentil, nº 28) ; Yambata, mars 1914 (De Giorgi, nº 1810. — Nom ind. : Kolu. — Arbre du plateau forestier ; le bois découpé en lattes est brûlé comme flambeau).

Observation. — Cette espèce avait été confondue avec le *B. angolensis*, qui est à rayer, du moins pour le moment, de la flore congolaise.

Le *B. odorata*, du sous-genre *Delaria*, par son calice glabre sauf vers le sommet, son ovaire velu, s'écarte de ce *B. angolensis* dont l'ovaire est glabre ; par les pédicelles velus, les bractéoles persistantes réduites et son limbe foliaire de 12 centimètres au maximum de long, il se rapproche du *B. Solheidi*.

Baphia orbiculata Bak. fil., in *Cat. of the Pl.* coll. by Mr. et Mrs. Talbot, in the Oban District South Nigeria (1913), p. 25.

Baphia Pierrei De Wild. nov. sp. (1).

(1) *Baphia Pierrei:* Arbusculus ; ramis juvenilis breviter pubescentibus, demum glabris ; foliis petiolatis, petiolo 10-12 mm. circ. longo ; lamina ellip-

Arbuste ; rameaux courtement pubescents à l'état jeune, devenant rapidement glabres ; feuilles pétiolées ; pétiole de 10-12 millimètres environ de long; limbe elliptique ou ovale de 4-13 millimètres environ de long, et 14-55 millimètres de large, arrondi ou subcordé à la base, courtement acuminé, subobtus au sommet, glabre sur les deux faces ; nervure médiane légèrement en creux sur la face supérieure, en relief sur la face inférieure ; nervures latérales principales au nombre de 7 environ de chaque côté de la nervure médiane ; fleurs blanches pédicellées, en racèmes axillaires atteignant 8 centimètres de long; pédicelle courtement tomenteux-brunâtre comme le rachis, de 15-25 millimètres de long; bractéoles sous-calycinales disposées à la base du calice, géminées, formant presque cupule, de 15 millimètres de long, velues ; calice velu-brunâtre, d'environ 11 millimètres de long ; étamines 10, libres, à filaments de 10 millimètres environ de long ; ovaire courtement mais densément velu, à style glabre.

Libreville, octobre 1895 (R. P. Klaine, nº 234).

Observation. — Cette espèce, du groupe *Delaria-Racemiferæ*, se range près du *B. spathacea*, dont elle se sépare par ses inflorescences allongées, à fleurs beaucoup plus longuement pédicellées. Chez le *B. chrysophylla*, dont l'emplacement est douteux dans le même groupe, les pédicelles sont plus courts et les feuilles ne sont pas glabres sur les deux faces.

Nous n'avons pu étudier une fleur en parfait état de développement.

Baphia pilosa Baillon, *Adansonia*, VI (1866), p. 216; Baker, *Flor. trop. Afr.*, II, 248.

Baphia polyantha Harms, *in* Engler, *Bot. Jahrb.*, XI, (1907), p. 32.

Baphia Preussii Harms, in Engler, *Bot. Jahrb.*, XXXIII, (1902), p. 165.

***Baphia pubescens** Hook. f., *in* Hook., *Niger Fl.* (1849), p. 320 ; Baker, *Fl. trop. Afr.*, II, 248 ; Durand, *Syll. Fl. congol.*, p. 168.

Baphia laurifolia Baillon, in *Adansonia*, VI, 213.

tica vel ovata, 4-13 cm. longa et 14-55 mm. lata, basi rotundata vel subcordata, apice breviter et obtuse acuminata, supra et infra glabra ; nervis lateralibus I utrinque circ. 7 ; racemis axillaribus usque 8 cm. longis, floribus albidis, pedicellatis, pedicello breviter brunneo-tomentoso, 15-25 mm. longo ; bracteolis subcalycinalibus geminatis, circ. 1-5 mm. longis, subcupulatis ; calyce brunneo-velutino, circ. 11 mm. longo ; filamentis staminum circ. 10 mm. longis ; ovario breviter et dense velutino ; stylo glabro.

Baphia lancifolia BAILLON (err. cal.), *ex* DURAND et JACKS., *Ind. spec.* (1895), p. 271.

Eala, 1905 (Flamigni, n° 39) ; Eala, 1906-1907 (L. Pynaert, n° 813, 1181) ; Matadi, 1907 (J. Gillet, n° 46) ; Katako-Kombe, 1907 (Dobbelaere. — Arbre de grandes dimensions. Tronc cylindrique, écorce lisse, jaune-brun, tachetée de blanc et de brun foncé. Bois assez résistant ; fleurs blanches odorantes) ; Bomputu, 1908 (F. Seret, n° 1024) ; Congo (Alf. Dewèvre, n° 534) ; environs de Katako-Kombe, 1910 (J. Claessens, n° 339. — Nom ind. : Wungu [Batelela]) ; Idanga, 1901 (L. Rom) ; Atenes, 1907 (A. Sapin, n° 63) ; bords du Ruki, 1908 (F. Seret, n°s 779 et 781) ; région de Luano, 1904 (Lescrauwaet, n° 36) ; Stanley-Pool, 1891 (F. Demeuse) ; Luozi, 1899 (Éd. Luja, n° 131) ; Towa (Descamps) ; Ikenge (Huyghe) ; vallée de la Djuma, 1902 (J. Gillet, n° 281, et L. Gentil) ; environs de Kisantu, 1903 (J. Gillet, n° 313).

***Baphia punctulata** HARMS, *in* ENGLER, *Bot. Jahrb.*, XI (1907), p. 32.

***Baphia Ringoeti** DE WILD., *in* FEDDE, *Repertorium*, XIII (1914), p. 116; DE WILD., *Not. fl. Katanga*, IV (1914), p. 14.
Nieuwdorp, octobre 1912 (Ringoet).

***Baphia Schweinfurthii** TAUB., in ENGLER, *Bot. Jahrb.*, XXIII (1896), p. 175 ; DURAND, *Syll. Fl. congol.*, p. 168.
Environs de Kubli, 1970 (Schweinfurth, n° 3551) ; Mukenge (Pogge).

Baphia silvatica HARMS, *in* ENGLER, *Bot. Jahrb.*, Bd. XLIX (1913), p. 434.

***Baphia Solheidi** DE WILD. nov. sp. (1).

(1) *Baphia Solheidi:* Arbor vel arbusculus ; ramis breviter sed dense brunneo-pubescentibus, demum glabris ; internodiis 6-12 mm. longis ; foliis petiolatis, petiolo brunneo-velutino 3-6 mm. longo, lamina 3-11 cm. longa et 12-38 mm. lata, elliptico-lanceolata, basi cuneata vel rotundata, apice plus minus acuminata, acumine plus minus apiculato, supra glabra vel nervo mediano velutina, infra plus minus velutina ; nervis lateralibus I utrinque circ. 6-8 ; stipulis lanceolato-linearibus, circ. 10 mm. longis et 13-25 mm. latis, plus minus persistantibus ; floribus axillaribus, solitaribus, geminatis vel 3-fasciculatis ; pedicellatis, pedicello brunneo-velutino 7-8 mm. longo ; bracteolis subcalycinalibus, cupulatis, cupula circ. 2,5-3 mm. diam., calyce glabro vel extus breviter brunneo-velutino, intus glabro, circ. 11 mm. longo apice leviter emarginato ; vexillum apice emarginatum, basi leviter unguiculatum, 12-16 mm. longum et 14-16 mm. latum, carina circ. 12-16 mm. longa, alis circ. 14 mm.

Arbre ou arbuste; rameaux courtement mais assez densément pubescents brunâtres, devenant plus ou moins glabres avec l'âge; feuilles rapprochées; entre-nœuds de 6-12 millimètres de long; pétiole velu-brunâtre, de 3-6 millimètres de long; limbe de 3-11 centimètres de long et 12-38 millimètres de large, elliptique-lancéolé, arrondi ou cunéiforme à la base, plus ou moins longuement acuminé au sommet, à acumen obtus, plus ou moins apiculé, glabre sur la face supérieure, sauf parfois sur la nervure médiane en creux sur la face supérieure, plus ou moins pubescent sur la face inférieure, surtout sur les nervures; nervures latérales principales en relief au nombre de 6-8 de chaque côté de la nervure médiane; stipules lancéolées-linéaires, de 10 millimètres environ de long et 1-5-2,5 millimètres de large, plus ou moins persistantes; fleurs solitaires géminées ou par 2-3 à l'aisselle des feuilles; pédicelle velu-brunâtre, de 7-8 millimètres de long; bractéoles disposées à la base du calice sous forme d'une cupule de 2,5-3 millimètres de large; calice glabrescent ou courtement velu-brunâtre extérieurement, glabre inférieurement, de 11 millimètres environ de long, émarginé au sommet; vexillum émarginé au sommet, courtement onguiculé à la base, de 12-16 millimètres de long et 14-16 millimètres de large; carène environ aussi longue que l'étendard; ailes onguiculées de 14 millimètres environ de long et 6 millimètres de large; étamines 10, libres; filaments glabres de 9 millimètres environ de long; anthères de $1^{mm},5$; ovaire densément velu-brunâtre; style glabre à l'extrémité.

Environs de Yambinga, 1906 (J. Solheid, nº 19).

Observation. — Cette espèce, du groupe *Delaria*, se classe par son ovaire velu, son pédicelle velu, ses bractéoles formant cupule, suborbiculaires et persistantes, dans le groupe des *B. crassifolia*, *densiflora*, *odorata*. Elle s'écarte légèrement des représentants de ce groupe en formant le passage vers le groupe *pubescens*, par suite de l'indûment du calice, velu surtout à l'état jeune.

Elle se caractérise par ses bractées en cupule de 3 millimètres au maximum de large, et par ses stipules allongées relativement longtemps persistantes.

***Baphia spathacea** Hook. f., *in* Hook., *Niger Fl.* (1849), p. 320; Baker *in* Oliver, *Flor. trop. Afr.*, vol. II, p. 251 Durand, *Syll. Fl. congol.*, p. 168.

Bienge, 1907 (A. Sapin); environs de Lusambo, 1895 (Ém.

longis et 4 mm. latis; filamentis staminum 9 mm. circ. longis, antheris 1,5 mm. longis; ovario dense brunneo-velutino, style apice glabro.

Laurent, nº 29) ; environs de Lukolela, 1903 [Ém. et M. Laurent); Irebu, 1905 (M. Laurent, nº 631); environs de Likimi, 1910 (Malchair, nº 342. — Nom. ind. : Sumbe); Belo, 1911 (Jespersen, nº 42; Bombimba, 1906 (L. Pynaert, nº 322).

***Baphia spathacea** var. **scandens** De Wild., *Étud. fl. Bas- et Moyen-Congo*, I (1907), p. 144; Durand, *Syll. Flor. congol.*, p. 168.

Yambinga, 1905 (L. Pynaert, nº 58) ; entre Lulonga et Coquilhatville, décembre 1906 (L. Pynaert, nº 778) ; Bena-Dibele, 1906 (Flamigni, nºs 153, 155) ; Amadi (Uele), 1907 (F. Seret, nº 836) ; Lisala, 1910 (Bruneel); Nouvelle-Anvers, 1913 (De Giorgi, nºs 423, 581. — Nom ind. : Mokali-Kali) ; Basoko, 1910 (J. Claessens, nº 696. — Nom ind. : Mossomba).

***Baphia Vermeuleni** De Wild., in *Ann. Mus. Congo*, sér. V, I (1907), 255 ; Durand, *Syll. Fl. congol.*, p. 168.

Environs de Sanda, 1903 (R. P. Vermeulen, coll. J. Gillet, nºs 3409 et 3432).

***Baphia Verschuereni** De Wild. nov. sp. (1).

Arbuste des galeries; rameaux glabres à écorce grisâtre; feuilles pétiolées ; pétiole glabre de 4-9 millimètres de long ; limbe elliptique, arrondi ou largement cunéiforme à la base, plus ou moins longuement acuminé au sommet, à acumen obtus, courtement émarginé, glabre sur les deux faces, de 3-8 centimètres de long et 17-54 millimètres de large; nervure médiane plus ou moins en creux sur la face supérieure, en relief sur la face inférieure; nervures principales latérales au nombre de 7-9 de chaque côté de la nervure médiane, anastomosées en arc avant d'atteindre le bord ; fleurs pédicellées solitaires ou géminées à l'aisselle des feuilles; pédicelle glabre, grêle, de 13-20 millimètres de long, bractéoles formant cupule entière ou légèrement fimbriée sous le calice, persistante, d'environ 2 millimètres de diamètre; calice spathacé de 11 millimètres en-

(1) *Baphia Verschuereni:* Arbusculus ; ramis gracilibus, cortice griseo ; foliis petiolatis, petiolo glabro 4-9 mm. longo, lamina elliptica, basi rotundata vel lata cuneata, apice plus minus longe acuminata, acumine obtuso breviter emarginato, supra et infra glabra, 3-8 cm. longa et 17-54 mm. lata, nervis lateralibus I utrinque 7-9, ante marginem arcuatim anastomosantibus; floribus axillaribus, solitaribus vel geminatis, pedicellatis, pedicello glabro, gracili, 13-20 mm. longo, bracteolis subcalycinalibus cupulatis, subfimbriatis, cupula circ. 2 mm. diam. ; calyce spathaceo circ. 11 mm. longo apice plus minus emarginato ; vexillum glabrum 8 mm. circ. latum et 12 mm. longum ; carina glabra circ. 11 mm. longa, alis unguiculatis, glabris circ. 12 mm. longis; filamentis staminum 6-9 mm. longis, glabris, antheris glabris circ. 2 mm. longis ; ovario glabro, stylo glabro.

viron de long, plus ou moins émarginé au sommet ; vexillum glabre de 8 millimètres environ de large et 12 millimètres de long; carène glabre d'environ 11 millimètres de long ; ailes onguiculées, glabres, de 12 millimètres environ de long; étamines 10, libres, à filaments glabres de 6-9 millimètres de long; anthères glabres de 2 millimètres environ de long ; ovaire glabre à style glabre.

Congo da Lemba, octobre 1913 (Verschueren, n° 811. — Arbuste de la galerie forestière).

Observation. — Cette espèce du groupe *Delaria* se classe par son calice glabre, environ aussi long que la corolle, son pédicelle glabre, dans le voisinage des *B. angolensis* et *B. gracilipes*, comme le montre notre projet de clef analytique.

Baphia Wollastoni E. G. Baker, in *Journ. Linn. Soc. Bot.*, XXXVIII (1908), p. 247.

Bracteolaria.

Fleurs axillaires solitaires ou géminées.	Genuinæ.
Ovaire velu........................	*B. aurivellerea.*
Fleurs en racèmes........................	Racemiferæ.
Ovaire glabre........................	*B. polygalacea*, *B. racemosa*, *B. Radcliffei*, *B. Laurentii.*
Ovaire velu........................	*B. Zenkeri*, *B. multiflora*, *B. Boonei*, *B. Heudelotiana*, *B. Lescrauwaeti*, *B. Pynaerti.*

Baphia aurivellerea Taub., *in* Engler, *Botan. Jahrb.*, XXIII (1896), p. 174.

***Baphia Boonei** De Wild., in *Bull. Jard. Bot. Brux.*, vol. V (1915), p. 16.

Arbre, arbuste ou liane, atteignant 10-15 centimètres de diamètre ; rameaux densément pubescents-ferrugineux à l'état jeune, conservant assez longtemps leur villosité, devenant plus ou moins lisses, à écorce brunâtre éparsement lenticellée; feuilles simples, pétiolées, à pétiole de 1,2-4,5 centimètres de long, courtement pubescent-ferrugineux ou de-

venant glabrescent, limbe elliptique-oblong, de 7-23 centimètres de long et 3,5-9 centimètres de large, arrondi à la base, cunéiforme obtus au sommet, glabre sur la face supérieure, plus ou moins densément velu sur la face inférieure, à environ 9 nervures principales de chaque côté de la nervure médiane plus fortement en relief en dessous qu'au-dessus, anastomosées en arc près du bord; nervures secondaires réticulées, visibles sur les deux faces ; stipules triangulaires-subfalciformes, caduques courtement velues ou glabres, de 8 millimètres environ de long sur 5 millimètres environ de large. Inflorescences en panicules terminales ou axillaires, solitaires ou géminées, de 5-12 centimètres de long, formant par leur ensemble une panicule terminale feuillée plus ou moins dense ; rachis densément tomenteux, ferrugineux ; fleurs bractéolées à la base ; bractéoles plus ou moins rapidement caduques, atteignant 4 millimètres de long, velues extérieurement, glabres intérieurement, pédicellées, à pédicelle densément tomenteux-ferrugineux, dressé ou subétalé de 1-15 centimètres de long; calice densément velu-brunâtre, subséricé extérieurement, glabre intérieurement, bibractéolé à la base, bractéoles ovales, subaiguës, de 4-5 millimètres de long et 2 millimètres environ de large à la base, bilabié, de 12 millimètres environ de long; lobe supérieur bidenté au sommet, lobe inférieur courtement et irrégulièrement tridenté; étendard de 18 millimètres environ de long et 17 millimètres de large, courtement onguiculé à la base, glabre ; ailes un peu plus courtes que l'étendard, de 17 millimètres environ de long et 5mm,5 de large, courtement onguiculées à la base ; carène glabre de 18 millimètres environ de long, obtuse au sommet ; étamines glabres plus courtes que la carène ; ovaire densément velu, rétréci à la base, style glabre dépassant légèrement les étamines.

Dundusana, juin 1913 (De Giorgi, nos 186 et 969. — Nom ind. : Nombo. — Grosse liane des rives. — Les tiges pilées servent pour capturer le poisson) ; Mobwasa, 1913 (De Giorgi, no 739. — Liane du plateau forestier; H. Lemaire, no 367. — Arbre en forêt ; F. Reygaert, no 445. — Liane des eaux. — Nom vern. : Kubikubi; De Giorgi, no 767. — Nom. vern. : Bee. — Arbuste du plateau forestier; H. Lemaire, no 295. — Liane de la forêt) ; Nala, juillet 1911 (Boone, no 79. — Noms ind. : Titamboli [Azande], Imbondu [Mayogos]); et avril 1910 (Boone, no 48. — Les Mayogos attribuent à cette liane, dont le bois est très dur, des pouvoirs magiques. — Noms ind. : Talibagewon [Azande], Bekwo [Mayogos]).

Baphia Heudelotiana Baillon, *Adansonia*, VI (1866), 216 ; Baker, *Fl. trop. Afr.*, II, p. 248.

***Baphia Laurentii** De Wild., *Énum. Pl. Laurent* (1905), p. 105 ; Durand, *Syll. Fl. congol.*, p. 167.

Ikenge, décembre 1903 (Ém. et M. Laurent) ; Bienge, octobre 1907 (A. Sapin) ; Eala, 1905 (M. Laurent, n°s 711 et 1675) ; Boyenge (Ikilemba), 1905 (M. Laurent, nº 1239) ; Limbutu, 1906 (M. Laurent, nº 1676) ; Eala, 1905 (L. Pynaert, n°s 574, 653, 1752, 1648) ; Bokala, 1901 (J. Claessens, nº 143).

***Baphia Lescrauwaetii** De Wild., in *Ann. Mus. Congo*, sér. V, II (1907), p. 143 ; Durand, *Syll. Fl. congol.*, p. 167.

Pania-Mutombo, 16 mai 1905 (Lescrauvaet, nº 386).

***Baphia multiflora** Harms, *in* Ad. F. v. Mecklemburg, *Deuts. Zentr. Afrika Exped.*, 1907-1908, vol. II (1911), p. 243.

Beni, 1908 (Mildbraed, nº 2442).

Baphia polygalacea Baker, *in* Oliver, *Fl. trop. Afr.*, II, (1871), p. 248.

Bracteolaria polygalacea Hook. f., *Fl. Nig.* (1849), p. 322.

Delaria pyrifolia Desv., *Linnæa*, II (1871), p. 510.

Carpolobia dubia G. Don, *Gard. Dict.*, I, 370.

***Baphia Pynaertii** De Wild., in *Ann. Mus. Congo*, sér. V, III (1907), p. 143 ; Durand, *Syll. Fl. congol*, p. 108.

Environs d'Eala, juillet 1906 (L. Pynaert, nº 239).

***Baphia racemosa** Hochst., in *Flora*, XXIV (1841), II, p. 638 ; Baker, *Fl. trop. Afr.*, II, 248 ; Durand, *Syll. Fl. congol.*, p. 168.

Bracteolaria racemosa Walp., *Repertorium*, V (1845), p. 565 ; Harv., *Thes.*, t. XX.

Congo (Alfred Dewèvre, nº 1061[a]).

Baphia Radcliffei Baker f., in *Journ. Linn. Soc.*, XXXVII (1905), p. 147.

Baphia Zenkeri Taub., *in* Engler, *Bot. Jahrb.*, XXIII, (1896), p. 174.

SUR L'ORIGINE MITOCHONDRIALE DES PLASTIDES

A PROPOS D'UN TRAVAIL DE M. MOTTIER

Par A. GUILLIERMOND

Toute question concernant la structure intime et le fonctionnement physiologique de la cellule ne saurait être résolue que par la cytologie générale. L'étude spéciale de la cellule végétale ou de la cellule animale ne suffit pas, en général, à établir des données sûres, et c'est pourquoi la question de la nature et de la signification physiologique du chondriome exige l'étude comparative de la cellule végétale et de la cellule animale. C'est là le point de vue qui nous a toujours guidé dans nos recherches sur cette question, et constamment nous avons cherché à comparer nos résultats avec ceux obtenus en cytologie animale.

Pour cela, nous n'avons jamais cessé d'être en contact avec le Laboratoire d'histologie de la Faculté de médecine de Lyon, où, sous l'influence de M. Regaud, d'importantes recherches sur les mitochondries ont été faites. C'est parce que les botanistes ne se tiennent pas au courant des recherches de cytologie animale qu'ils refusent de comprendre la signification du chondriome telle que nous l'avons établie (1) et que s'accrédite peu à peu une opinion inexacte et incompatible avec tout ce qui a été observé en cytologie animale.

(1) GUILLIERMOND, Recherches sur l'origine des plastides et le mode de formation de l'amidon (*Arch. d'anat. microsc.*, 1912).

Cette opinion a été formulée dès 1912 par Rudolph (1), Scherrer (2), Sapehin (3), A. Meyer (4). Elle consiste à admettre que, contrairement à notre interprétation, les plastides ne résultent pas de la différenciation des mitochondries et que mitochondries et plastides sont des formations absolument indépendantes qui se superposent dans la cellule végétale. Selon ces auteurs, il y aurait lieu de distinguer dans le cytoplasme de la cellule végétale deux catégories d'éléments : 1° les plastides depuis longtemps connus, mais dont les formes juvéniles n'avaient pas été bien mises en évidence parce que jusqu'ici l'on ne connaissait pas de méthode permettant leur différenciation ; 2° les mitochondries analogues aux mitochondries des cellules animales, dont la signification est encore absolument inconnue. Ces deux éléments auraient des caractères histo-chimiques semblables. Dans les méristèmes, les plastides présenteraient des formes en grains, en bâtonnets ou en filaments absolument analogues à celles des mitochondries. Aussi serait-il difficile de les distinguer ce qui explique qu'on ait pu les confondre ; mais, lorsque les tissus se différencient, les plastides et les mitochondries évoluent d'une manière tout à fait différente.

Les plastides grossissent et se transforment en amyloplastides ou chloroplastides typiques, tandis que les éléments du chondriome conservent leur caractère primitif. Cette opinion, qui à première vue paraît quelque peu tendancieuse, s'appuie

(1) Rudolph, Chondriosomen und Chromatophoren (*Berl. d. deutsch. bot. Ges.*, 1912).

(2) Scherrer, Die Chromatophoren und Chondriosomen bei Anthoceros (*Berl. d. deutsch. bot. Ges.*, 1913), et Untersuchungen über und das Vermehrung der Chromatophoren und das Vorkommen von Chondriosomen bei Anthoceros (*Flora*, 1914).

(3) Sapehin, Ein Beweis individualität der Plastiden (*Berl. d. deutsch. bot. Ges*, 1913, et *Arch. f. Zellforsch.*, 1913).

(4) Arthur Meyer, *Berl. d. deutsch. bot. Ges.*, 1916.

Pour A. Meyer, les mitochondries représentent une catégorie spéciale jusqu'ici inconnue de produits de réserve : elles renfermeraient des corps du groupe des allines et seraient de nature ferronucléiniennes. L'auteur les désigne sous le nom d'*allinantes*. Cette opinion est inconciliable avec les faits observés, aussi bien en cytologie animale qu'en cytologie végétale, car les mitochondries en aucun cas ne se comportent comme des produits de réserve, dans leur évolution. Les conclusions de Meyer laissent l'impression que l'auteur ne s'est jamais donné la peine de différencier le chondriome à l'aide des méthodes mitochondriales un peu longues et délicates.

cependant sur un argument dont on ne saurait nier l'importance, sur l'évolution des chloroplastides dans les Muscinées. En effet, Scherrer et Sapehin ont constaté que, dans les Muscinées, les chloroplastides persistent avec leur chlorophylle pendant tout le développement de la plante. Ils se transmettent par division de la plante mère à l'œuf et de l'œuf à l'embryon. Or ces auteurs ont observé en même temps dans les cellules des Muscinées des mitochondries qui évoluent parallèlement aux chloroplastides.

Cette théorie, que nous avons déjà discutée, vient d'être reprise tout récemment par M. Mottier (1). L'auteur a pu vérifier dans les Muscinées les résultats de Scherrer et Sapehin et s'est attaché à démontrer que l'on retrouve dans les Phanérogames la même indépendance des mitochondries et des plastides.

C'est ainsi que, dans la radicule de Pois qu'il a choisie comme objet d'étude, M. Mottier observe dans le méristème deux catégories d'éléments : des éléments ayant la forme de chondriocontes allongés qui évoluent ensuite en amyloplastides et qui représentent ce que l'auteur appelle les *primordia* des plastides, et des mitochondries présentant l'aspect de grains ou de petits bâtonnets, se distinguant seulement des primordia des plastides par leurs formes plus courtes et plus minces (fig. 1). Ces mitochondries ne concourent pas à la formation des plastides, elles persistent dans la cellule après la différenciation des plastides. Mitochondries et plastides présentent les mêmes réactions histochimiques et se multiplient par division. Les

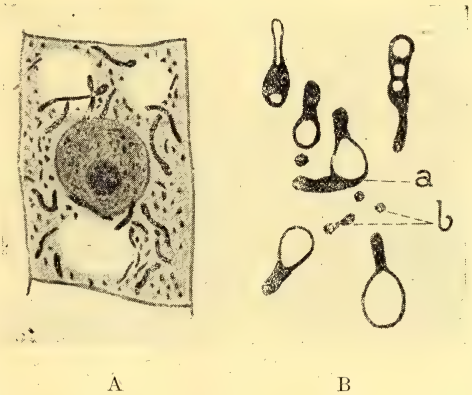


Fig. 1. — A, cellule du méristème d'une jeune racine de Pois. Amyloplastides en forme de filaments onduleux et chondriome constitué par de courts bâtonnets et des mitochondries granuleuses. — B, amyloplastides élaborant des grains d'amidon (*a*) et mitochondries (*b*), à un très fort grosssiement (d'après Mottier).

(1) Mottier, Chondriosomes and the primordia of chloroplasts and leucoplasts (*Annals of Botan.*, t. XXXII, 1918)

deux éléments sont pour M. Mottier des éléments constitutifs du cytoplasme, jouant un rôle dans l'hérédité, mais évoluant séparément.

Nous nous proposons ici de démontrer que cette opinion, fondée surtout sur un cas spécial, celui des Muscinées, est une opinion inexacte et que les plastides des végétaux ne peuvent être séparés des mitochondries, qu'ils résultent d'une différenciation plus ou moins accusée des mitochondries et qu'on peut les rattacher aux formations mitochondriales dont ils ne sont que des formes spécialisées.

Nous ferons remarquer, tout d'abord, qu'*a priori* la théorie de M. Mottier soulève une grave objection au point de vue de la cytologie générale et que l'auteur, qui paraît peu connaître l'ensemble des travaux faits sur cette question en cytologie animale, n'a point prévue. En effet, il paraît démontré actuellement en cytologie animale que les mitochondries se comportent comme les plastides des végétaux et contribuent à l'élaboration de divers produits de sécrétion de la cellule (1).

On a constaté que certains des produits de nutrition de la cellule animale se forment au sein des mitochondries, absolument comme les grains d'amidon se forment au sein des plastides de la cellule végétale. En outre, les travaux convergents de divers auteurs et en particulier de Prenant (2) ont montré que la plupart des pigments animaux se forment dans les mitochondries et ont comme substratum des mitochondries. Or les mitochondries chargées de pigments de la cellule animale présentent exactement les mêmes formes que les chlomoplastides de la cellule végétale.

(1) Regaud, Les mitochondries, organites du cytoplasme, considérées comme les agents de la fonction électique et pharmacopexique de la cellule (*Revue de médecine*, 1911).

(2) Prenant, L'origine mitochondriale des grains de pigments (*C. R. Soc. biol.*, 1913).

Voir aussi :

Policard, Rôle du chondriome dans la formation des cristaux intracellulaires de la cellule hépatique (*C. R. Soc. biol.*, 1912, et *Bibl. anatomique*, 1912);

Mulon, Modes de formation du pigment de la corticale surrénale (*Soc. biol.*, 1911);

Luna, Recherche sulla biologica dei chondriosomi (*Arch. f. Zellforsch.*, 1913).

Asvadourova, Recherche sur la formation des pigments (*Arch. anat. microsc.*, 1913).

Il est donc difficile de concevoir que des éléments cytoplasmiques qui se présentent dans la cellule animale et dans la cellule végétale avec les mêmes formes, les mêmes caractères histochimiques, et qui ont comme fonction d'élaborer des pigments puissent être considérés comme des éléments distincts et être qualifiés dans la cellule animale du nom de mitochondries qu'on leur refuse dans la cellule végétale. A moins d'admettre que, dans la cellule animale, on ait également confondu sous le nom de mitochondries des éléments, les uns étant assimilables aux plastides des végétaux, les autres étant identifiables aux éléments auxquels M. Mottier réserve le nom de mitochondries et dont la signification resterait à éclaircir.

Cette distinction entre les plastides et mitochondries de la cellule animale paraît d'autant moins fondée que les observations très précises que nous (1) venons de faire sur les mitochondries des cellules épidermiques des pétales de Tulipe et des feuilles d'*Iris germanica* ont apporté une preuve indéniable de l'identité des plastides végétaux avec les mitochondries animales. Nous avons montré que, dans les cellules épidermiques de la fleur de Tulipe, les éléments, qui élaborent le pigment jaune, et qui ont été décrits il y a trente ans par Schimper, ne sont autre chose que des chondriocontes, dont ils partagent d'ailleurs toutes les réactions histochimiques. De même dans les cellules épidermiques de la feuille d'*Iris germanica*, il existe des amyloplastides qui présentent aussi la forme typique et les caractères histochimiques des chondriocontes.

Ces éléments offrent les mêmes formes que l'on retrouve dans beaucoup de cellules animales : ce sont des filaments allongés, onduleux, parfois ramifiés. Leurs caractères histochimiques sont ceux des mitochondries : l'alcool et l'acide acétique les altèrent, et il faut pour obtenir leur fixation

(1) Guilliermond, Observations vitales sur le chondriome des cellules épidermiques des pétales et Tulipe (*Acad. sciences*, 1917) ; — Sur les caractères et les altérations du chondriome dans les cellules épidermiques des pétales de Tulipe (*Acad. sciences*, 1917) ; — Contribution à l'étude de la fixation du cytoplasme (*Acad. sciences*, 1917) ; — Nouvelles recherches sur les caractères vitaux et les altérations du chondriome dans les cellules épidermiques des végétaux (*Soc. biol.*, 1917).

employer les mélanges chromo-osmiques ou le formol. Ils se colorent comme les mitochondries des cellules animales par les méthodes mitochondriales (Benda, Regaud, Altmann).

En outre, ils présentent sur le vivant des caractères absolument analogues à ceux des mitochondries de la cellule animale. Ils se comportent comme les éléments les plus fragiles de la cellule et sont particulièrement sensibles aux actions osmotiques. Les solutions hypotoniques les altèrent rapidement et les transforment en grosses vésicules, comme cela a été constaté également dans la cellule animale [Fauré-Fremiet (1) Ciaccio (2), R. et H. Lewis (3), Bang et Sjövall (4)]. Enfin, comme les mitochondries de la cellule animale, ils ne se colorent que très difficilement sur le vivant et seulement à l'aide de colorants très spéciaux, tels que le vert Janus et le violet de Dahlia, qui sont aussi les colorants vitaux des mitochondries de la cellule animale [Fauré-Fremiet, Laguesse (5), J. Renaut, etc.]

D'autre part, il est certain que les caractères sur lesquels s'appuie M. Mottier pour distinguer les *primordia* des plastides des mitochondries sont tout à fait insuffisants, car ils reposent exclusivement sur une différence de dimension.

Sur ce point, M. Mottier ne paraît pas se faire une idée très exacte des éléments qui ont été décrits sous le nom de mitochondries dans la cellule animale. La dimension des mitochondries peut varier d'une cellule à l'autre, aussi bien dans la cellule végétale que dans la cellule animale.

Il est d'ailleurs absolument inexact de prétendre que les éléments qui se transforment en plastides dans la cellule végétale sont plus gros que les mitochondries de la cellule animale. Nous avons bien souvent examiné des préparations du chon-

(1) Fauré-Fremiet, Étude sur les mitochondries des Protozoaires et des cellules sexuelles (*Arch. anat. miscrosc.*, 1910).

(2) Ciaccio, Zur Physiopathologie der Zelle (*Zentr. f. allgem. Path. und path. Anat.*, Bd. II, 1913).

(3) R. et H. Lewis, Mitochondria (and other cytoplasmic structures in tissu culturs) (*Amer. Journ. Anat.*, 1915).

(4) Bang et Sjövall, Studien über Chondriosomen unter normalen und pathologischen Bedingungen (*Beiträge zur path. Anat. und allgem. Path.*, 1916).

(5) Laguesse, Sur la coloration des chondriosomes par le vert Janus (*Soc. biol.*, 1912).

driome de la cellule animale, et nous pouvons affirmer qu'il n'y a pas la moindre différence de dimension, ni de forme entre les chondriocontes qui se transforment en plastides des végétaux et les chondriocontes qu'on observe dans la cellule animale. Il est extrêmement fréquent de rencontrer dans la cellule animale des chondriocontes très allongés, ramifiés et assez épais, qu'il est impossible de distinguer des éléments que M. Mottier, figure sous le nom de *primordia* des plastides, et nous sommes persuadé que tout cytologiste spécialisé dans l'étude de la cellule animale qui verrait les figures de M. Mottier que nous représentons ici (fig. 2) n'hésiterait pas à assimiler les *primordia* à des mitochondries.

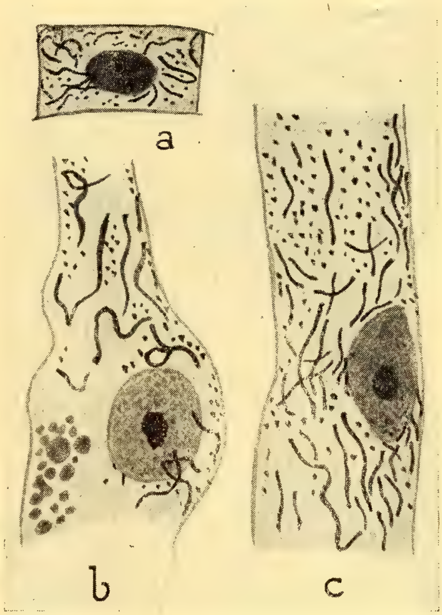


Fig. 2. — Cellules du cylindre central d'*Adiantum pedatum* avec amyloplastides en forme de longs filaments et chondriome constitué par de courts bâtonnets et des mitochondries granuleuses. — *a*, cellule jeune. — *b*, *c*, cellules adultes (d'après Mottier).

Nous ajouterons d'ailleurs que ces *primordia* rappellents beaucoup plus les mitochondries de la cellule animale que le éléments auxquels le même auteur réserve le nom de mitochondries.

On peut donc affirmer qu'il n'y a aucune différence entre les mitochondries qui donnent naissance aux plastides dans la cellule végétale et les mitochondries de la cellule animale. C'est d'ailleurs la conclusion formelle à laquelle est arrivé tout récemment un cytologiste américain, M. Cowdry (1), qui s'est attaché, dans une étude très complète, à comparer les caractères morphologiques et histochimiques du chondriome des cellules pancréatiques de la Souris avec ceux du chon-

(1) Cowdry, A comparaison of Mitochondria in Plant and animal cells (*Biological Bulletin*, décembre 1917).

driome des cellules de la racine de Pois. Cet auteur a constaté qu'il y avait identité absolue entre ces deux formations (fig. 3 et 4) et a observé, en outre, la transformation d'une partie des mitochondries de la racine de Pois en amyloplastides.

Il est vrai que l'on pourrait admettre que les mitochondries et les plastides sont des formations de même nature et de même signification, mais évoluant séparément et ayant des fonctions

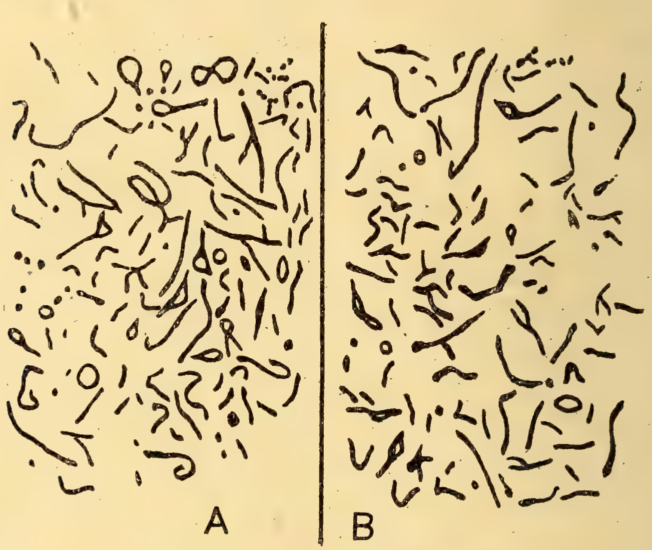


Fig. 3. — A, mitochondries de la racine de Pois. — B, mitochondries de la cellule pancréatique de la Souris (d'après Cowdry) : Gross. (1687).

élaboratrices distinctes, ce qui reviendrait à dire qu'il y a plusieurs variétés de mitochondries évoluant parallèlement, mais étant chacune spécialisée dans une fonction spéciale. Peut-être est-ce la pensée intime de M. Mottier, mais il ne l'exprime pas clairement.

L'étude minutieuse de divers méristèmes et spécialement du méristème de la radicule et de la gemmule d'une plantule de Ricin, à l'aide de diverses méthodes de fixation, va nous montrer que cette opinion, qui *a priori* n'est pas invraisemblable, ne s'appuie en fait, sur aucun argument et qu'il semble plus légitime d'admettre que les diverses formes de mitochondries ont toutes une communauté d'origine.

Si nous étudions la formation des amyloplastides dans une

jeune racine de Ricin, à l'aide de la méthode de Regaud, nous observons dans les cellules des régions les plus jeunes du méristème un chondriome constitué à la fois par de longs chondriocontes, de courts bâtonnets et des mitochondries granuleuses (Pl. XIV, fig. 1 à 10). Tous ces éléments, qui sont très nombreux, ne présentent aucune dissemblance, ni dans leurs dimensions, ni dans leurs caractères de coloration; ils paraissent donc tous être de même nature, et il est impossible de distinguer parmi eux ce que M. Mottier appelle les *primordia* des plastides. Ajoutons que ce chondriome rappelle beaucoup celui que

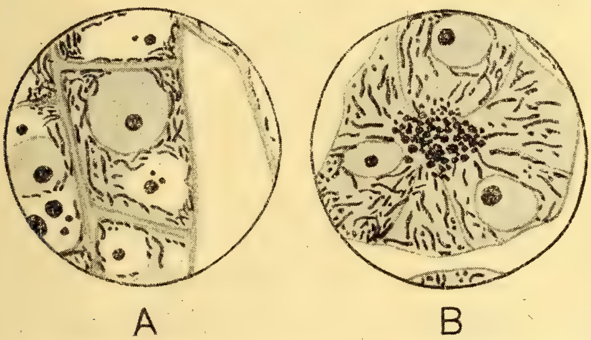


Fig. 4. — A, cellules du méristème d'une jeune racine de Pois. — B, cellules du pancréas d'une Souris (d'après Cowdry).

bien souvent nous avons rencontré dans la cellule animale et qu'aucun des nombreux cytologistes spécialisés dans l'étude de cette cellule, et à qui nous avons montré nos préparations, n'a mis en doute la nature mitochondriale de tous ses éléments. Nous plaçons en regard de nos figures de ce chondriome des dessins (fig. 5 et 6) représentant la partie sécrétante d'une glande sudoripare de l'Homme, les cellules adipeuses d'un Mouton et les cellules du foie et du rein de la Grenouille, dessins que nous avons exécutés d'après des préparations que les Drs Favre, Dubreuil et Policard nous ont obligeamment prêtées. On pourra se rendre compte de l'identité du chondriome de ces cellules avec celui du Ricin. Les figures 7 et 8, dans lesquelles nous avons dessiné à un fort grossissement les mitochondries de diverses cellules animales et végétales, achèvent cette démonstration. Le chondriome de la racine

de Ricin présente d'ailleurs une très grande ressemblance avec le chondriome que nous avons décrit dans certains Champignons (fig. 9), où il ne saurait être question de plastides au sens de Schimper.

Par contre, si l'on remonte un peu plus haut dans les régions plus âgées de ce méristème, à l'endroit où l'élaboration de

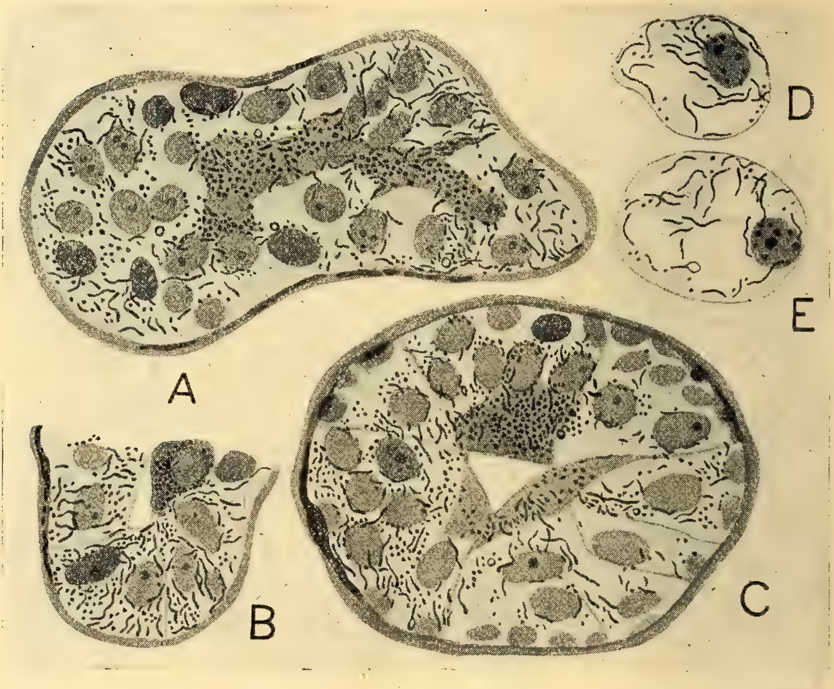


Fig. 5. — A, B, C, cellules de la partie sécrétante d'une glande sudoripare de l'Homme. — D, E, cellules adipeuses du Mouton. On voit dans ces cellules un chondriome constitué à la fois par de longs chondriocontes, de courts bâtonnets et des mitochondries granuleuses qui rappellent tout à fait le chondriome de la cellule végétale (Gross. : 1 500, méthode de Regaud). Dessiné d'après des préparations du professeur Dubreuil et du Dr Favre (Gross. : environ 900).

l'amidon commence, on observe des modifications dans ce chondriome, modifications qui se traduisent par le fait que la plus grande partie des chondriocontes se rassemblent autour du noyau et deviennent un peu plus épais, tandis que les mitochondries granuleuses et les courts bâtonnets restent disséminés dans tout le cytoplasme sans modifier leur volume (Pl. XIV, fig. 11 à 15). Dès ce moment, les chondriocontes sont susceptibles d'élaborer sur un ou plusieurs points de leur trajet de

petits grains d'amidon; ils représentent donc des amyloplastides.

Dans une région plus élevée encore, un peu au-dessus du méristème, là où les cellules parenchymateuses sont déjà différenciées, on observe alors dans ces cellules une distinction beaucoup plus tranchée entre les chondriocontes qui élaborent de l'amidon et les autres éléments du chondriome. Les premiers sont alors disposés en partie autour du noyau, en partie

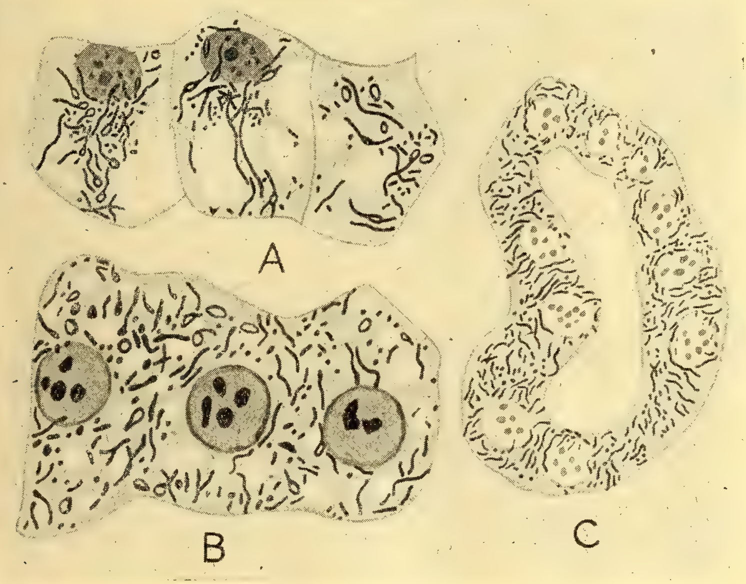


Fig. 6. — A, chondriome dans les cellules d'un foie de Grenouille. — B, *id.*, dans un foie de Salamandre. — C, chondriome dans les tubes urinifères d'un rein de Grenouille (Gross. : 1150, méthode de Regaud). Dessiné d'après une préparation du professeur Policard.

dans les autres régions du cytoplasme (Pl. XV, fig. 16 et 17). Ils sont sensiblement plus gros que les mitochondries ordinaires, qui presque toutes sont à l'état de courts bâtonnets ou de grains. Ils sont en outre moins nombreux que ces dernières et présentent de légères différences de coloration qui témoignent d'une différenciation d'ordre chimique. Leur coloration par l'hématoxyline ferrique (méthode de Regaud) devient moins stable; aussi, en prolongeant la régression, peut-on obtenir parfois des préparations où les chondriocontes qui élaborent de

l'amidon sont entièrement décolorés et où seules les mitochondries non fonctionnelles apparaissent. Si l'on colore la préparation ainsi obtenue par l'éosine, on distingue alors les chondriocontes élaborateurs, qui ont une affinité pour l'éosine un peu plus forte que le cytoplasme fondamental. On peut donc conclure que les chondriocontes qui élaborent l'amidon,

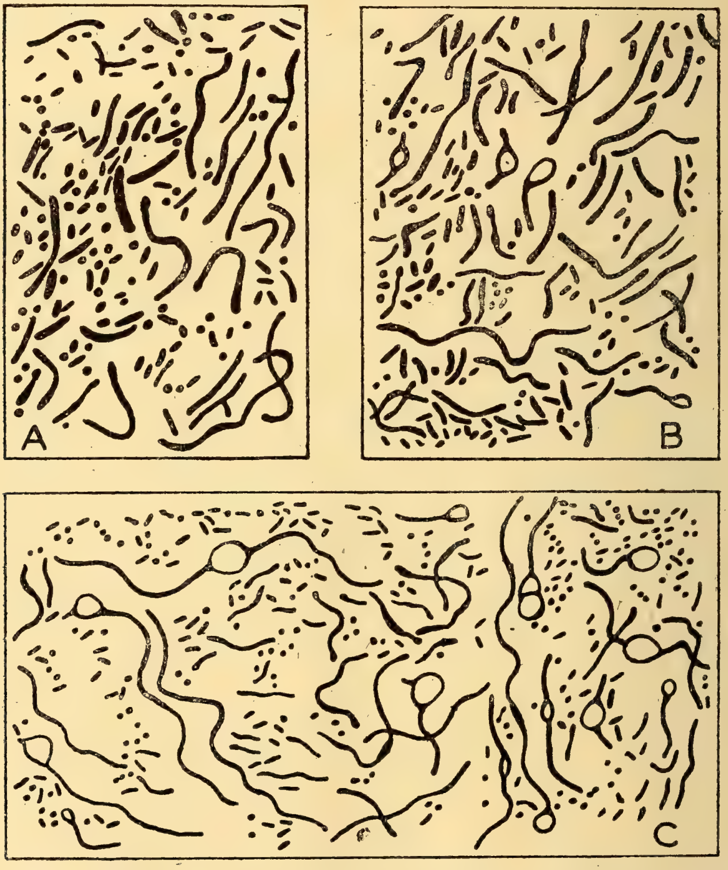


Fig. 7. — A, chondriome dans les cellules du méristème de la racine de Courge. — B, *id.*, dans la racine de Ricin. — C, *id.*, dans la racine de Haricot : les chondriocontes élaborent des grains d'amidon qui apparaissent comme des vacuoles (Gross : 1 687, méthode de Regaud).

bien qu'ils conservent la forme en bâtonnets ou filaments caractéristique des chondriocontes, sont des formations différenciées des mitochondries ordinaires : ils présentent de légères différences portant à la fois sur leurs dimensions et leur chimisme.

Ces différences, si légères soient-elles, suffisent à les faire considérer non comme des mitochondries ordinaires, mais comme des mitochondries spécialisées, comme des amyloplastides. Mais il s'agit là, nous le répétons, d'une différenciation acquise au

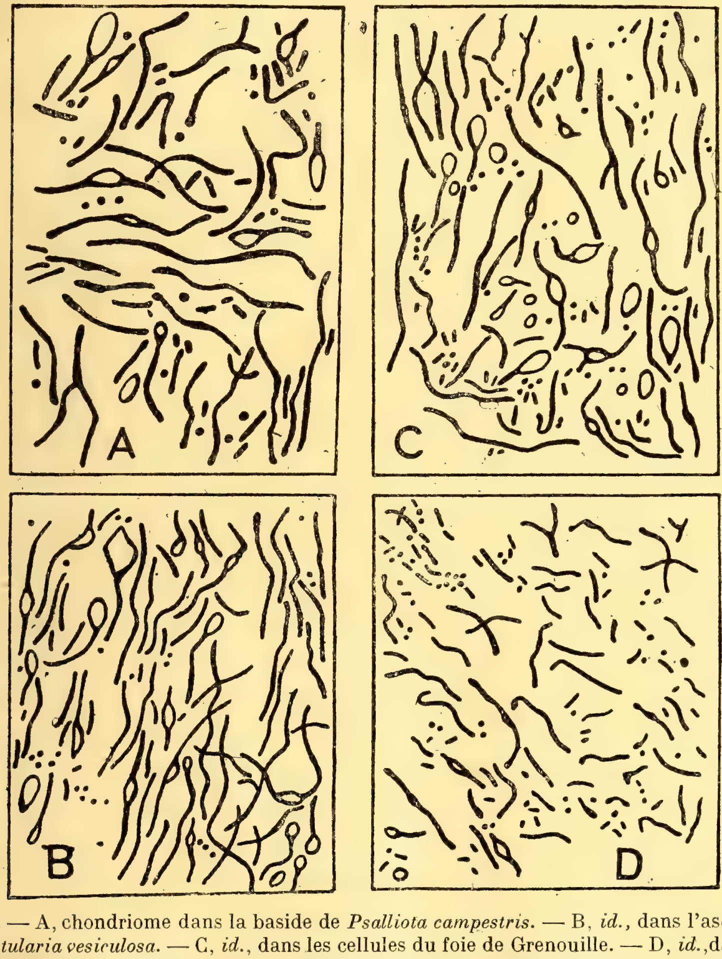


Fig. 8. — A, chondriome dans la baside de *Psalliota campestris*. — B, *id.*, dans l'asque de *Pustularia vesiculosa*. — C, *id.*, dans les cellules du foie de Grenouille. — D, *id.*, dans les cellules du tube urinifère de la Grenouille (Gross. : 1 687, méthode de Regaud). — C et D ont été dessinés d'après des préparations du professeur Policard.

cours du développement de la cellule, et il est impossible de distinguer dans les régions les plus jeunes du méristème des chondriocontes plus gros que les autres, qui méritent le nom d'amyloplastides.

Les mêmes particularités se retrouvent dans le méristème d'une radicule de Courge (Pl. XVI, fig. 31, et Pl. XVII),

où on assiste également à la différenciation à partir des chondriocontes typiques d'amyloplastides se distinguant des autres mitochondries par leurs dimensions plus élevées et leurs caractères histochimiques un peu différents. Il en est de même dans le méristème de la racine de Pois étudiée par M. Mottier, et l'on peut se rendre compte, en comparant les figures que nous représentons (Pl. XVI, fig. 25 à 29) avec celles de M. Mottier (fig. 1), que cet auteur n'a pas observé les cellules les plus jeunes du méristème, qui d'ailleurs n'apparaissent pas toujours dans une coupe longitudinale. La figure représentée par M. Mottier correspond à des cellules où les amyloplastides sont déjà différenciés. Dans d'autres cas, comme dans la racine de Haricot, les amytoplastides sont des chondriocontes ne se distinguant pas par leurs dimensions des chondriocontes ordinaires (fig. 7, C).

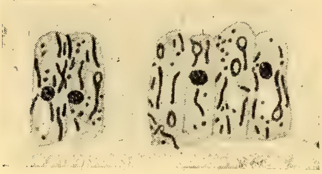


Fig. 9. — Basides de *Psalliota campestris*, montrant de longs et gros chondriocontes tout à fait semblables par leurs formes et leurs dimensions aux chondriocontes des racines de Courge et de Ricin (Gross. : 1 150 environ, méthode de Regaud).

Cette différenciation des chondriocontes en amyloplastides s'accuse même par l'étude des propriétés vitales de ces éléments. C'est ainsi que, dans les cellules épidermiques des feuilles d'*Iris germanica*, où le chondriome peut être très bien étudié sur le vivant et où l'on observe des amyloplastides qui conservent également la forme typique de chondriocontes, nous avons constaté que les chondriocontes élaborateurs d'amidon ou amyloplastides sont nettement plus sensibles aux actions osmotiques que les mitochondries non fonctionnelles (courts bâtonnets ou mitochondries granuleuses), qui coexistent toujours avec eux. Sous l'influence des solutions hypotoniques, les deux catégories de mitochondries se transforment en vésicules, mais l'altération est beaucoup plus rapide pour les chondriocontes que pour les mitochondries non fonctionnelles. Il en est de même pour les chromoplastides des cellules épidermiques de la fleur de Tulipe, qui présentent également la forme de chondriocontes typiques.

Tout cela est tout à fait conforme avec ce que l'on a observé

dans la cellule animale, où, lorsqu'on constate l'élaboration d'un produit par les mitochondries, une partie des éléments du chondriome se rassemble autour du noyau, puis ces éléments subissent une différenciation portant à la fois sur leur forme et leur chimisme, qui les transforme en ce qu'on appelle les *plastes* ou *chondrioplastes*, tandis que les autres mitochondries subsistent dans leur forme primitive. Il y a donc, dans la cellule animale comme dans la cellule végétale, des *mitochondries élaboratrices*, qui se différencient, d'une manière plus ou moins accusée, en chondrioplastes dans la cellule animale et plastides dans la cellule végétale, et des mitochondries non fonctionnelles qui perpétuent le chondriome (mitochondries végétatives).

C'est ce qu'a bien mis en évidence Regaud (1), qui a montré qu'il existe dans les cellules animales des variétés distinctes de mitochondries correspondant probablement à des fonctions spéciales (2).

Voici, par exemple, ce que dit Champy (3) dans son mémoire sur la spermatogenèse des Batraciens : « Il faut remarquer qu'à côté des mitochondries arrondies, de grande taille, on retrouve toujours des mitochondries arrondies plus petites ou des chon-

(1) REGAUD, Étude sur la structure des tubes séminifères (*Arch. anat. microsc.*, 1910). Voir aussi à ce sujet : FAVRE et REGAUD, Les mitochondries des cellules néoplasiques (*Soc. de biol.*, 1911, t. II, p. 659).

(2) Voici ce que dit Regaud à ce sujet :

« L'hypothèse de la fonction électique des mitochondries suppose un nombre infini de variétés dans la constitution de la substance extractive et fixatrice : postulat avec lequel est déjà d'accord l'analyse histochimique de ces formations, toute rudimentaire qu'elle soit. J'ai montré en effet que, dans l'épithélium séminal du Rat, l'étude des conditions de coloration des mitochondries révèle que celles-ci appartiennent à plusieurs espèces ou variétés différentes. Les unes sont moins vulnérables que les autres par l'acide acétique; les unes exigent un mordançage moindre que les autres par les sels de chrome pour devenir colorables par la méthode que j'ai proposée, etc... Pour les mitochondries des glandes salivaires, nous avons observé (Regaud et Mawas, 1909) des différences analogues, non seulement entre espèces animales différentes (Hommes, Chien, Ane, etc.), mais encore entre glandes ou variétés cellulaires distinctes appartenant à la même espèce animale : les mitochondries des canaux salivaires se comportent différemment de celles des acini, etc. Pour les formations mitochondriales des divers organes de la peau (épiderme, glandes sudoripares), nous avons trouvé (Favre et Regaud) les mêmes particularités. Tout cela constitue bien une preuve de différences microchimiques entre les mitochondries » (REGAUD, *Revue de médecine*, 1911).

(3) CHAMPY, Recherches sur la spermatogenèse des Batraciens (*Arch. de zool. expérim.*, 1915).

driocontes. Il semble que ces derniers représentent des mitochondries végétatives, suivant l'expression si juste d'Altmann, tandis que les deuxièmes témoignent d'une élaboration de deutoplasme relativement intense dans les gonies primitives... On doit distinguer les chondrioplastes des mitochondries. Les chondrioplastes sont caractérisés par leur taille plus grande et leur colorabilité souvent différente. »

Si, maintenant, nous examinons une racine fixée par un liquide renfermant de l'alcool ou de l'acide acétique, tels que le picroformol de Bouin ou le liquide de Lenhossèk, et colorée par l'hématoxyline ferrique, nous constaterons que toutes les cellules des portions les plus jeunes du méristème ne montrent aucune trace des mitochondries que les méthodes mitochondriales mettaient en évidence (1). Tout le chondriome, y compris les éléments qui se transforment en amyloplastides, se comporte donc de même et se trouve dissous sous l'influence du fixateur renfermant de l'alcool ou de l'acide acétique (Pl. XV, fig. 18 à 22). Si l'on remonte dans les régions où se différencient les amyloplastides, on observe au contraire autour du noyau des éléments en bâtonnets ou filaments correspondant aux chondriocontes; mais ces éléments ont perdu la netteté de leur forme; ils se sont ratatinés et parfois même déformés; néanmoins ils se sont conservés; par contre, toutes les mitochondries non fonctionnelles ont disparu (Pl. XV, fig. 23 et 24).

Les amyloplastides accusent donc ici une différenciation chimique très nette; ils sont sensiblement plus résistants vis-à-vis de l'acide acétique et de l'alcool qui détruisent les mitochondries ordinaires. Remarquons, en passant, que Regaud a aussi observé dans la cellule animale qu'il existe des variétés de mitochondries plus résistantes que les autres vis-à-vis de l'acide acétique.

En suivant maintenant la formation des chloroplastides dans le méristème de la gemmule de Ricin par les méthodes mitochondriales, nous observons les mêmes faits. Dans la partie terminale de la tige, ainsi que dans les feuilles les moins déve-

(1) Nous avons déjà insisté sur ces faits dans notre mémoire : Recherches sur l'origine des plastides (*Arch. d'anat. microsc.*, 1912), que M. Mottier, dont la bibliographie est incomplète, ignore et ne cite pas.

loppées, on observe un chondriome analogue à celui du méristème de la racine (Pl. XVIII, fig. 37). Dans les régions plus différenciées, une partie des chondriocontes se groupent autour du noyau, puis forment sur leur trajet des renflements qui donnent naissance, chacun, par résorption des parties effilées à des chloroplastides (Pl. XVIII, fig. 38 et 39).

Les autres éléments du chondriome, représentés presque

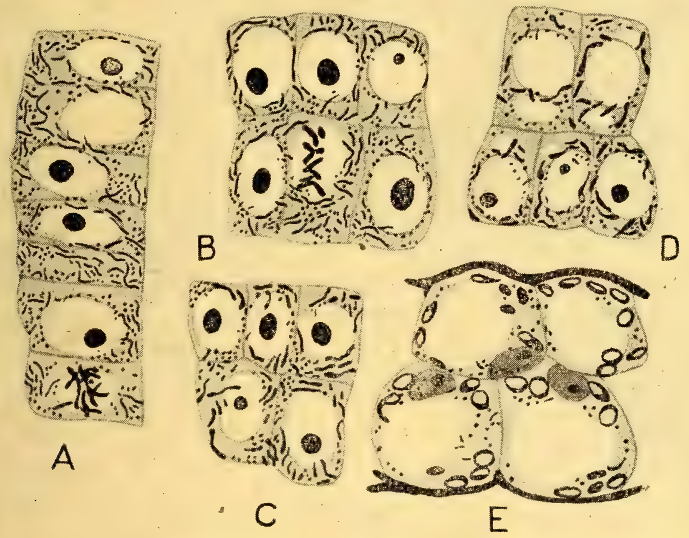


Fig. 10. — Formation des chloroplastides dans une jeune feuille d'*Elodea canadensis*. — A, B, portion la plus jeune du méristème. — C, D, portions un peu plus âgées où les chondriocontes se transforment en chloroplastides. — E, cellules d'une feuille adulte avec gros chloroplastides renfermant des grains d'amidon (Gross. : 900. Méthode de Regaud).

exclusivement par de courts bâtonnets et des mitochondries granuleuses, persistent dans le cytoplasme sans subir de modifications. On constate les mêmes phénomènes avec plus de netteté encore dans le bourgeon d'*Elodea canadensis*, dont nous représentons (fig. 10) quelques cellules et où nous avons vérifié les observations antérieures de Lewitsky (1).

Dans une préparation de la gemmule de Ricin fixée par le picroformol, nous constatons que les mitochondries des cel-

(1) Lewitsky également a constaté ces phénomènes dans le bourgeon d'*Elodea canadensis* (*Ber. d. deut. bot. Ges.*, 1912).

lules les plus jeunes ont été détruites et que seuls les éléments en voie de transformation en chloroplastides se sont conservés.

Ce phénomène s'observe plus facilement dans une racine d'Orge, où, par suite de la disposition des feuilles, on peut suivre avec une grande précision la différenciation des cellules depuis la base du méristème jusqu'au sommet de la feuille. Dans une préparation fixée au picroformol (Pl. XVIII, fig. 44 et 45), à la base, dans la région la plus jeune, on ne retrouve aucune trace du chondriome, qui se différencie très nettement avec les méthodes mitochondriales (Pl. XVIII, fig. 41 à 43). Un peu plus haut, on observe au contraire autour du noyau des chondriocontes qui prennent la forme d'haltères, puis enfin, dans les parties les plus différenciées, des chloroplastides arrondis résultant de la séparation des renflements de l'haltère (Pl. XVIII, fig. 46 et 47). Par contre, il ne reste plus trace des mitochondries ordinaires, et plus la différenciation des chloroplastides est avancée et plus leur conservation est bonne. Les chloroplastides une fois parvenus à leur complet développement ne subissent plus d'altération sous l'influence du fixateur.

Ces faits démontrent donc qu'il se produit une modification chimique très sensible au cours du développement des plastides, puisque seuls les plastides une fois achevés résistent plus ou moins à l'action des fixateurs ordinaires, qui dissolvent les éléments aux dépens desquels ils se forment. Comment concilier cela avec la théorie de M. Mottier. On se trouve dans l'obligation d'admettre ou bien que les plastides se forment aux dépens du cytoplasme au cours de la différenciation des cellules, ce qui est incompatible avec ce que l'on sait de l'évolution des chloroplastides dans les Algues, ou bien de reconnaître que les plastides résultent d'une différenciation d'organites cytoplasmiques, les mitochondries, dont l'individualité paraît démontrée, mais qui ont une généralité et une fonction beaucoup plus larges que celles que l'on reconnaît aux plastides, ce que tous les faits concourent à démontrer.

On peut se demander toutefois si les mitochondries en forme de courts bâtonnets ou de grains, qui, dans les plantules que

nous avons examinées, ne concourent pas à la formation des plastides, sont de même nature que les chondriocontes destinés à se transformer en plastides, et si, malgré la similitude de leurs caractères histo-chimiques, tous ces éléments du chondriome ont une origine commune. En effet, les mitochondries destinées à élaborer de l'amidon ou à se transformer en chloroplastides se distinguent dans les exemples que nous avons choisis par leurs formes de filaments allongés (chondriocontes) des mitochondries inactives, qui presque toujours sont à l'état de grains ou de courts bâtonnets. Il pourrait exister dans la cellule animale aussi bien que dans la cellule végétale des variétés spéciales de mitochondries n'ayant pas la même origine et évoluant séparément. L'hypothèse est difficilement soutenable, car les chondriocontes que l'on voit se transformer en plastides ont des formes et des dimensions absolument analogues à celles des chondriocontes de la cellule animale, où l'on a souvent constaté le passage de la forme granuleuse à la forme des chondriocontes et où les deux formes peuvent contribuer aux élaborations.

Nous avons constaté, d'ailleurs, le passage de la forme granuleuse à la forme chondrioconte dans les cellules épidermiques de la fleur de Tulipe, où les chondriocontes des cellules adultes résultent de la croissance dans une même direction de mitochondries granuleuses ou en courts bâtonnets. On sait, d'autre part, qu'il existe des cas, comme dans le tubercule de pomme de terre, où le chondriome n'est représenté que par des mitochondries granuleuses et où les amyloplastides résultent de la différenciation de ces éléments et présentent toujours la forme arrondie. Les chondriocontes et les mitochondries ont donc les mêmes fonctions. L'étude du développement du sac embryonnaire et des grains de pollen va nous donner un argument plus sérieux encore. Si nous examinons les cellules du nucelle de l'ovaire de *Lilium candidum*, nous constaterons l'existence d'un chondriome, constitué à la fois par des chondriocontes minces et pas très allongés, de courts bâtonnets et des mitochondries granuleuses. Il est impossible d'observer, parmi ces divers éléments, des *primordia* des plastides qui se distingueraient par une forme plus épaisse. Ces cellules ne produisent pas

d'amidon, et il n'y a donc pas de différenciation d'amyloplastides. A sa naissance, le sac embryonnaire présente au contraire un chondriome exclusivement constitué par des mitochondries granuleuses. Le sac embryonnaire résultant de la différenciation d'une de ces cellules, on est donc obligé d'admettre que ces éléments résultent de la multiplication des éléments en courts bâtonnets, en filaments ou grains que l'on constatait dans les cellules du nucelle. Ces éléments, d'abord tous semblables entre eux, subissent bientôt des différenciations dont nous parlerons dans un prochain travail. D'autre part, les grains de pollen à leur naissance renferment également un chondriome exclusivement constitué par des mitochondries granuleuses. De très bonne heure, une partie de ces éléments grossit légèrement et se transforme en amyloplastes arrondis qui donnent naissance à des grains d'amidon composé, tandis que les autres, les plus nombreux, restent à leur état primitif. Tous ces faits démontrent donc que la forme granuleuse et la forme filamenteuse sont deux états différents des mêmes organites et qu'il est impossible de ne pas leur attribuer la même nature et la même signification.

Que, dans les Muscinées, qui constituent un cas très particulier par suite de la présence constante de la chlorophylle et où les chloroplastides persistent durant la vie entière de la plante, il y ait une variété spéciale d'éléments mitochondriaux sous forme de chloroplastides, indépendants des autres et évoluant parallèlement avec les autres éléments du chondriome, le fait nous paraît démontré à la suite des résultats convergents de Scherrer, Sapehin et Mottier; mais on ne saurait nullement généraliser et conclure qu'il en est de même dans les Phanérogames.

L'origine mitochondriale des plastides est donc un fait absolument démontré. C'est d'ailleurs la conclusion à laquelle viennent d'arriver, dans des travaux tout récents, Cowdry, dont nous avons déjà cité les résultats, et un élève de Ramon y Cajal, Alvarado (1).

Août 1918.

(1) ALVARADO, Plastosomas y leucoplastos en algunas Fanerogamas (*Trabajos del Laboratorio de Investigaciones biologicas de la Universidad de Madrid*, t. XVI, 1918).

EXPLICATION DES PLANCHES

Toutes les figures qui ne portent pas d'indication spéciale ont été dessinées à la chambre claire avec l'objectif apochromatique à immersion homogène 1/15 de l'oculaire compensateur de 6 Zeiss. Elles ont été ensuite réduites de 1/3 et sont à un grossissement d'environ 900.

PLANCHE XIV

Chondriome dans la racine de Ricin.

Fig. 1 à 10. — Cellules de la portion la plus jeune du méristème (méthode de Regaud).

Fig. 11 à 15. — Cellules d'une région un peu plus âgée : les chondriocontes s'épaississent et deviennent des amyloplastides (même méthode).

PLANCHE XV

Chondriome dans la racine de Ricin (suite).

Fig. 16 et 17. — Cellules du parenchyme cortical : les chondriocontes se sont transformés en amyloplastides, dont quelques-uns montrent sur leur trajet une petite vacuole qui représente un grain d'amidon en formation, que l'hématoxyline a laissé incolore. Dans la figure 17, la régression a été poussée plus loin, et les amyloplastides se distinguent par leur coloration grise des mitochondries granuleuses teintes en noir foncé (méthode de Regaud).

Fig. 18 à 22. — Cellules de la portion la plus jeune du méristème, fixées au liquide picroformolé de Bouin et colorées par l'hématoxyline ferrique. On n'aperçoit aucune trace du chondriome.

Fig. 23 et 24. — Cellules du parenchyme cortical fixées et colorées par la même méthode : ici les amyloplastides sont formés et ont résisté au mélange fixateur ; ils apparaissent avec une teinte grise.

PLANCHE XVI

Chondriome dans les racines de Pois et de Courge.

Fig. 25 et 26. — Cellules de la portion la plus jeune du méristème (méthode de Regaud).

Fig. 27. — Cellules d'une portion un peu moins jeune où les chondriocontes commencent à s'épaissir, dessinées à un grossissement de 1 687 (même méthode).

Fig. 28 et 29. — Cellules parenchymateuses : les chondriocontes se sont épaissis et transformés en amyloplastides : quelques-uns ont déjà formé un petit grain d'amidon qui apparaît sur leur trajet comme une petite vacuole.

Fig. 30. — Chondriome de la racine de Pois dessiné avec l'objectif apochromatique à immersion homogène de Zeiss 1/15 et l'oculaire compensateur 18 de Zeiss, puis réduit de 1/3 (grossissement : environ 1 687) (même méthode) :
a, dans les cellules les plus jeunes du méristème ; *b*, dans les cellules parenchymateuses : les chondriocontes transformés en amyloplastides élaborent des grains d'amidon composés.

Fig. 31. — Méristème d'une radicelle de Courge (méthode de Regaud).

PLANCHE XVII

Chondriome dans la racine de Courge.

Fig. 32. — Cellules de la portion la plus jeune du méristème (méthode de Regaud).

Fig. 33 et 34. — Cellules d'une région un peu plus âgée du même méristème (même méthode).

Fig. 35 et 36. — Cellules du parenchyme cortical : les chondriocontes se sont épaissis et transformés en amyloplastides. Ils commencent à élaborer des grains d'amidon qui apparaissent en leur sein sous forme de petites vacuoles (même méthode).

PLANCHE XVIII

Chondriome dans les gemmules de Ricin et d'Orge.

Fig. 37. — Portion du méristème de la tige d'une gemmule de Ricin (méthode de Regaud).

Fig. 38 et 39. — Cellules de ce même méristème, commençant à se différencier en cellules parenchymateuses : les chondriocontes se sont déjà transformés en chloroplastides (même méthode).

Fig. 40. — Portion du méristème de la tige de la gemmule d'Orge (même méthode).

Fig. 41. — Cellules de la portion la plus jeune du méristème d'une feuille de la gemmule d'Orge (même méthode).

Fig. 42. — Cellules un peu plus âgées : les chondriocontes produisent sur leur trajet de petits renflements destinés à se transformer en chloroplastides (même méthode).

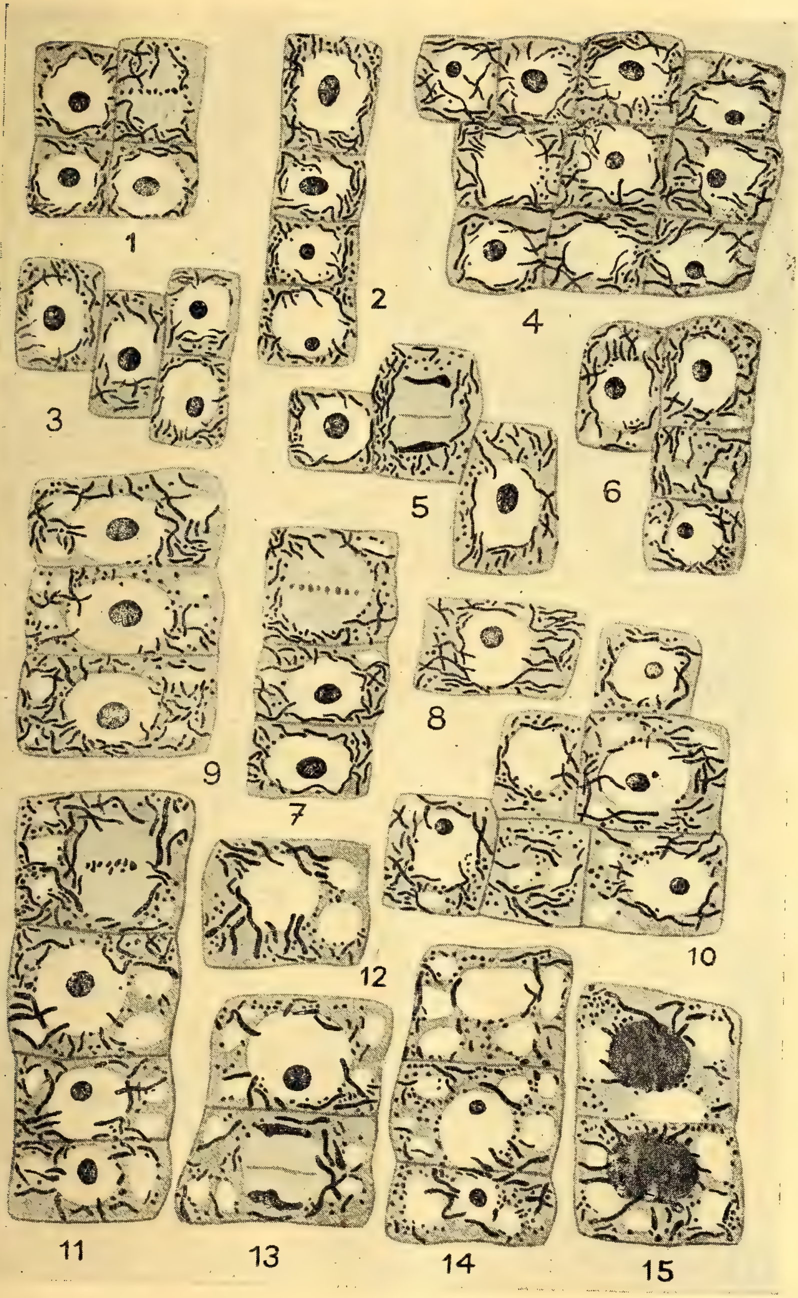
Fig. 43. — Cellule plus différenciée où les chloroplastides sont presque entièrement formés (même méthode).

Fig. 44 et 45. — Portion du méristème de la tige d'une gemmule d'Orge fixée par le liquide de Bouin et colorée par l'hématoxyline ferrique. On n'aperçoit plus aucune trace du chondriome.

Fig. 45. — Extrémité d'une très jeune ébauche de feuille de la même gemmule (même méthode).

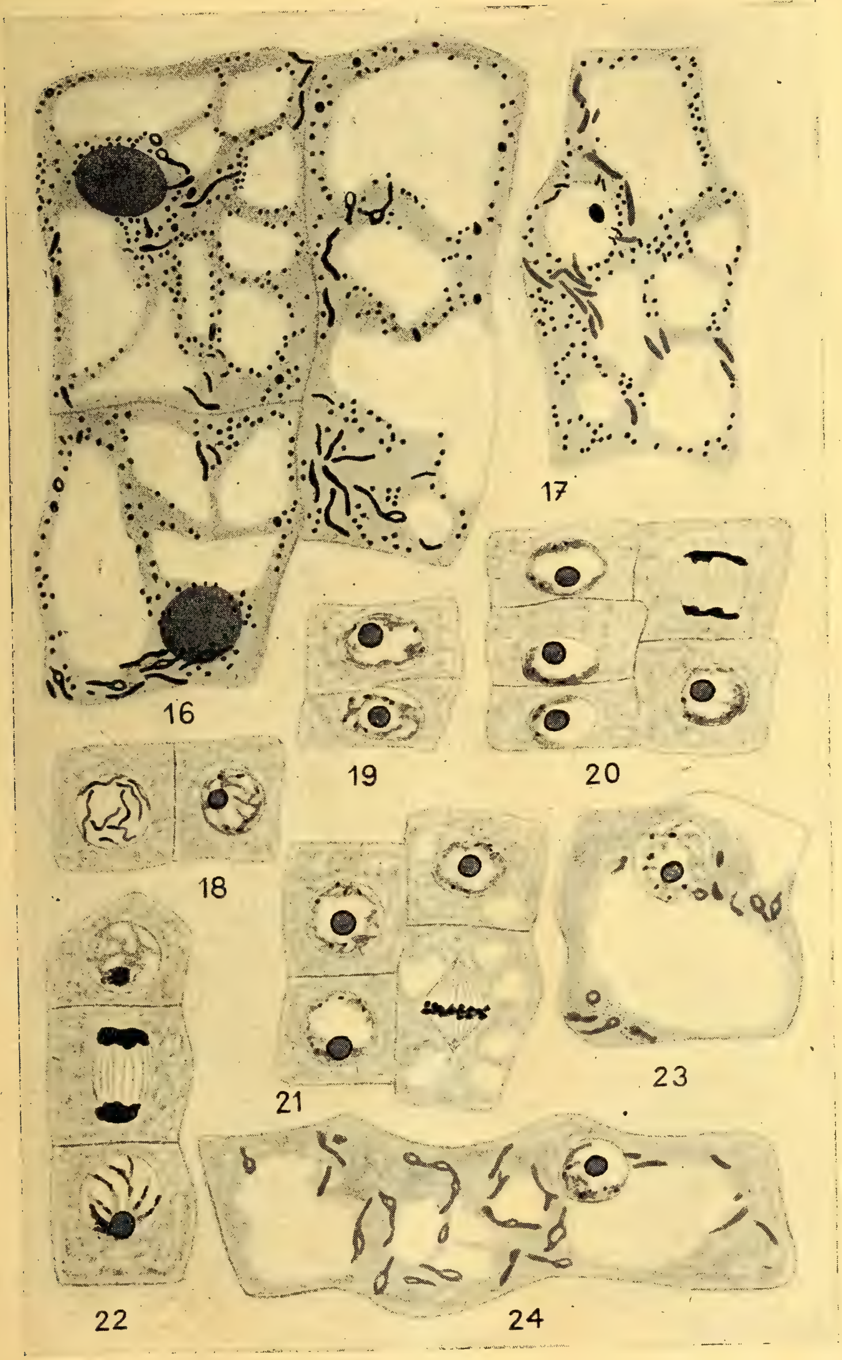
Fig. 46. — Cellules d'une portion du méristème d'une jeune feuille : les chondriocontes en voie de se transformer en chloroplastides et déjà imprégnés de chlorophylle ont seuls résisté au fixateur (même méthode).

Fig. 47. — Stade un peu plus avancé : les chloroplastides sont déjà formés (même méthode).



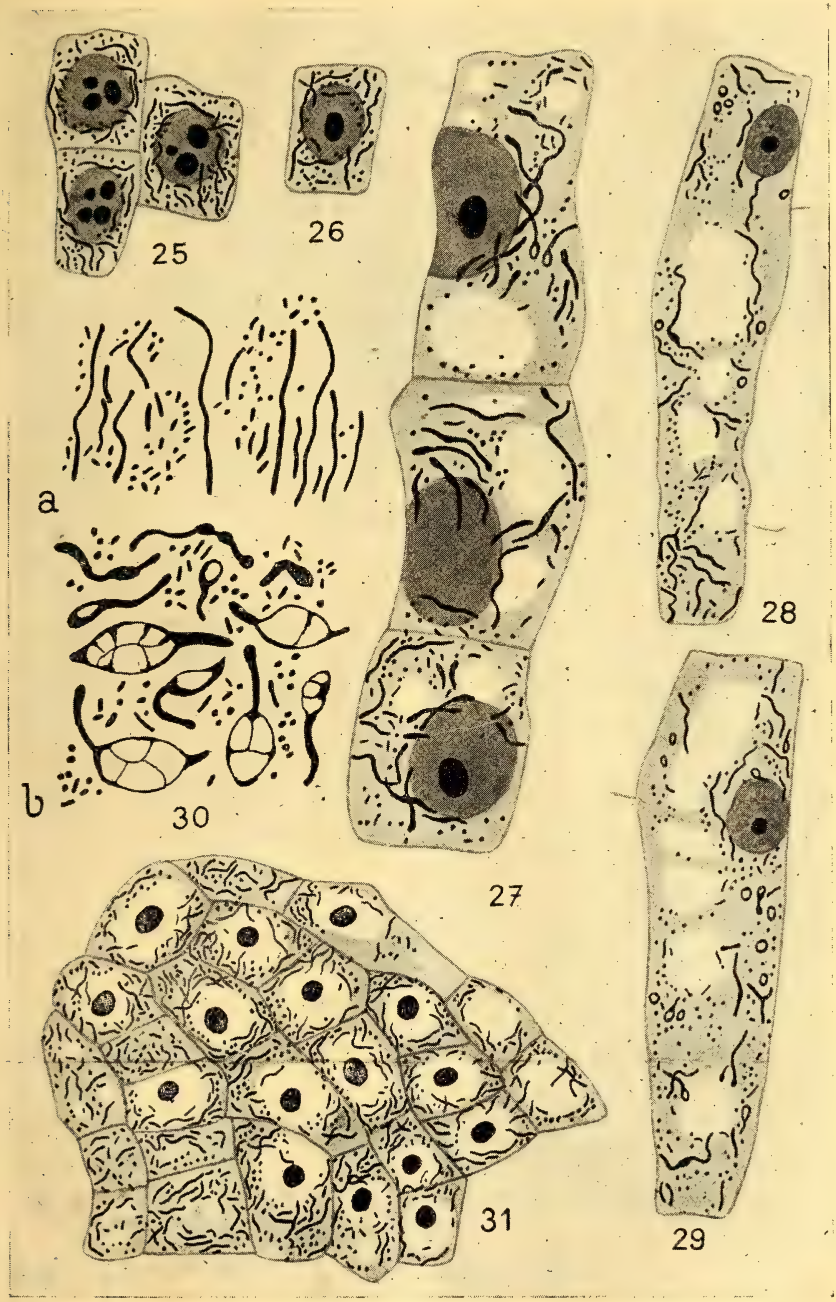
Guilliermond del

Chondriome dans la racine de Ricin.



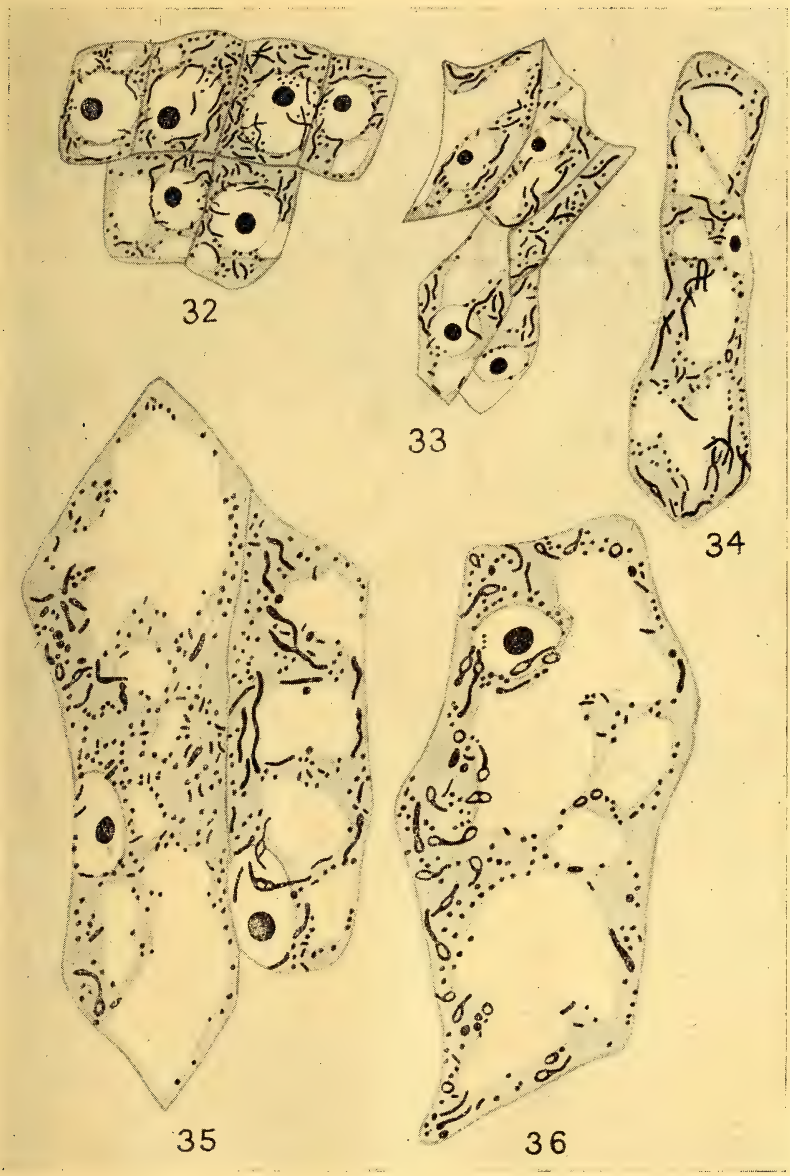
Guilliermond del.

Chondriome dans la racine de Ricin.



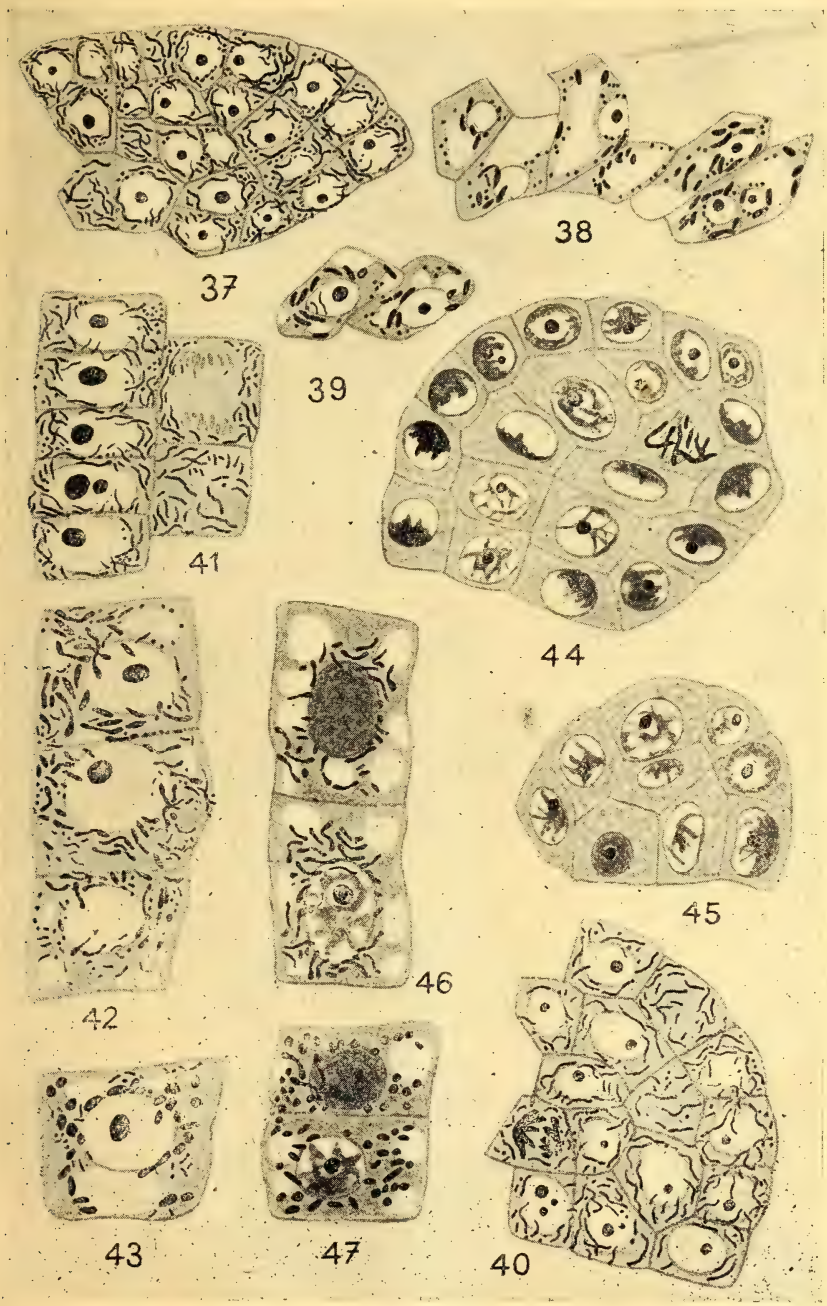
Guilliermond del.

Chondriome dans les racines de Pois et de Courge.



Guilliermond del.

Chondriome dans la racine de Courge.



Guilliermond del.

Chondriome dans les gemmules de Ricin et d'Orge.

TABLE DES MATIÈRES

ACTUALITÉS BIOLOGIQUES

1331-16. — Corbeil. Imprimerie Crété.

ACTUALITÉS BIOLOGIQUES

AVIS AU LECTEUR

On se préoccupe partout en ce moment d'intensifier le travail scientifique. Ce n'est certes pas aujourd'hui que l'on a découvert l'importance de la science ; mais la guerre a contribué à mettre en lumière le rôle formidable qu'elle joue maintenant dans la civilisation. Le fléau qui vient de s'abattre sur l'Europe et la terre entière a semé partout la ruine, en France notamment, plus que partout ailleurs ; on comprend donc que, dans notre pays, tout particulièrement, on fonde beaucoup d'espoir sur l'exploitation des richesses végétales et animales de la métropole et des pays d'outre-mer, surtout des domaines tropicaux et coloniaux, pour sortir de l'état précaire où nous nous trouvons. Il a paru, aux yeux de tous, qu'un élément indispensable pour réussir dans cette entreprise était de fournir d'abord aux chercheurs une documentation complète et tenue au courant jour par jour. On a envisagé, en haut lieu, que ce serait une des tâches importantes de la Société des nations de stimuler ces efforts, non seulement en dotant les laboratoires de recherches, mais aussi en prenant la direction de publications bibliographiques intégrales dans tous les domaines de l'esprit, car elles doivent avoir une influence décisive sur les progrès de la science.

Les sciences biologiques, en général, vont être pénétrées par un souffle nouveau. Les Annales des Sciences naturelles, *le plus vénérable recueil consacré en France au domaine de la Vie, doivent aussi évoluer. Elles ne peuvent pas entreprendre de tenir leurs lecteurs au courant du mouvement scientifique par des analyses de travaux qui n'auront plus de raison d'être quand les grands recueils auxquels nous venons de faire allusion commenceront à paraître, se substituant, pour la Botanique, à la publication du* Botanisches Centralblatt, *organe de l'Association internationale des botanistes, au* Botanischer Jahresbericht *au* Quaterly Journal of microscopical Science *et aux* Botanical Abstracts, etc., *et, en Zoologie, au* Zoological Record *ou aux divers* Zeitschriften *allemands. Il nous semble cependant qu'il ne suffit plus, comme par le passé, de publier des mémoires originaux, mais sans liens entre eux ; nous envisageons qu'il serait utile de consacrer, dans*

chaque fascicule, quelques pages à la revision critique de divers problèmes importants à l'ordre du jour.

Nous ne voulons pas, certes, faire perdre aux Annales *ce qui fait le fondement solide de leur renommée : la nouveauté et le travail original. Cependant, comme le nombre des chercheurs se multiplie partout et dans tous les domaines d'une manière considérable, il en résulte que le monceau des faits découverts chaque jour grandit démesurément. Relier ces faits entre eux par un fil conducteur, isoler les séries qui correspondent aux acquisitions les plus fondamentales, cela contribuera à donner aux* Annales *un aspect nouveau et intéressant.*

Nous nous efforcerons de discerner, au milieu du flot tumultueux des investigations scientifiques, quelques courants plus accusés, de manière à fixer les directions de l'évolution de la pensée.

C'est dans cette voie d'analyses d'idées nouvelles que nous allons orienter ces actualités biologiques.

EDMOND PERRIER et J. COSTANTIN.

ACTUALITÉS BIOLOGIQUES

I

LA MUTATION

ÉTAT ACTUEL DE LA QUESTION

La question de la mutation est une de celles qui, dans ces dernières années, ont suscité l'intérêt le plus passionné. les travaux les plus multipliés. Il a paru clairement qu'en fournissant des preuves qui semblent démonstratives de la transformation actuelle des êtres M. de Vries a réalisé un progrès très important pour la théorie de l'évolution. Le nombre des mémoires publiés sur ce problème, dans ces dernières années, est considérable (1), et il est impossible, dans une courte vue d'ensemble, de ne pas laisser certaines notes en dehors de la revision entreprise. Le travail actuel doit être considéré comme une première approximation dans l'étude d'un sujet très vaste.

On peut se demander, vingt ans après la première publication de la théorie de la mutation, où en est cette conception fondamentale? A-t-elle été confirmée? A-t-elle été ébranlée? A-t-elle été modifiée?

Parmi les petites espèces à la naissance desquelles M. de Vries a pu assister, soit dans le champ de Pommes de terre abandonné d'Hilversum, soit au jardin botanique d'Amsterdam, on peut tout particulièrement insister sur l'*Œnothera gigas*, qui a été caractérisé par cette particularité assez sin-

(1) La structure des *Œnothera* a été scrutée d'une manière approfondie. Les organes mâles et femelles ont été surtout l'objet d'études attentives. Sur ces derniers, on peut citer ce fait général que le sac embryonnaire est à 4 noyaux (2 synergides + 1 oosphère + 1 noyau secondaire); il n'y a pas d'antipodes. Vérifié pour l'*Œ. Lamarckiana* (Geerts, 1909; Werner, 1914), *biennis* (Modilewski, 1909; Renner, 1914), *rhizocarpa* (Werner, 1914), *tetraptera* (*idem*), *coccinea* (*idem*), *nutans* (Ishikawa, 1915), *pycnocarpa* (Ishikawa, 1918).

gulière de n'avoir fait son apparition en réalité qu'une fois (1) dans la longue série d'expériences ayant duré de 1886 à 1900, tandis que les autres petites formes (*nanella, albida, rubrinervis,* etc.), signalées successivement par l'auteur, faisaient leur réapparition à maintes reprises. Malgré ce fait exceptionnel, l'*Œ. gigas* n'en paraît pas moins un type solidement établi qui, par autofécondation, s'est conservé, depuis 1895, avec une stabilité remarquable.

L'anomalie de sa naissance isolée ne s'est pas maintenue dans ces derniers temps ; en 1909, M. Gates a étudié avec soin un type *gigas*, né au jardin botanique de Palerme (2), qu'il cultiva d'abord au jardin botanique du Missouri (où il ne donna qu'une rosette de feuilles), puis en Angleterre, à l'Institut horticole John Innes, en 1912, où il fleurit. Les plantes ainsi examinées étaient identiques à l'*Œ. gigas* de M. de Vries dans tous les stades du développement. Ce qui frappa surtout M. Gates, c'est que les particularités morphologiques de cette plante étaient liées, semble-t-il, à une structure nucléaire spéciale se trahissant par l'existence de 28 chromosomes (3). Un autre type *gigas* a fait son apparition en Suède, en 1909, dans

(1) C'est en 1895 qu'apparut, dans une culture renfermant 14 000 *Œnothera Lamarckiana*, 1 *gigas*, 15 *albida*, 176 *oblonga*, 8 *rubrinervis*, 60 *nanella*, 73 *lata* et 1 *scintillans*. Ce *gigas* ne s'est plus montré dans les cultures suivantes, tandis que les autres types ont fait leur réapparition après ou avaient été vus avant. C'est cet individu unique de *gigas* qui a été le point de départ de toutes les plantes de ce nom qui ont été distribuées dans les jardins botaniques. Cependant, en deux autres occasions, M. de Vries a cru voir apparaître cette espèce (*The Mutation Theory*, Chicago, 1909-1910, p. 227) : d'abord, en 1898, en semant les graines de l'*Œ. sublinearis* (une espèce dérivée de l'*Œ. Lamarckiana*); ensuite, en 1899, dans un croisement de l'*Œ. lata* × *Œ. hirtella*. Mais ces deux plantes n'arrivèrent pas à maturité. En 1907, M. Mac Dougal a vu dans ses cultures de l'*Œ. Lamarckiana*, venant de graines de M. de Vries, faites au jardin botanique de New-York, une plante ayant l'apparence de l'*Œ. gigas*. Enfin, en 1908, M. Schouten, élève de M. de Vries, signala la présence de trois plantes du type *gigas* dans des cultures de graines commerciales de l'*Œ. Lamarckiana*.

(2) Ce type, désigné par erreur sous le nom d'*Œ. cognata*, était né quelques années avant à Palerme; mais sa lignée exacte n'avait pas été conservée.

(3) On peut citer, comme mutations nouvellement décrites en 1918, celles que M. de Vries a pu observer sur l'*Œnothera suaveolens* Desf., allié à *grandiflora*. Comme mutants, il signale : 1° *apetala*, certaines fleurs apétales, ou à moins de 4 pétales ; 2° *jaculatrix* ; 3° *fastigiata* ; 4° *lata*, à 15 chromosomes ; 5° *sulfurea*, à fleurs jaune pâle ; 6° *lutescens*, à feuillage pâle.

une culture de l'*Œ. Lamarckiana* entreprise à Lund par M. Héribert Nilsson. Ce *gigas* suédois, qui a aussi 28 chromosomes, diffère cependant de ceux d'Amsterdam et de Palerme par des feuilles très dentées à la base et par une ramification plus forte.

Il y a lieu de remarquer que la stabilité héréditaire de ces plantes est loin de présenter le caractère un peu schématique et simpliste qu'on leur attribue. Un *gigas* de l'Institut John Innes a donné une sous-forme *oblonga* ; un *gigas* d'Amsterdam a produit un type nouveau à rosette de feuilles étroites (1).

L'instabilité de ces variétés nouvelles se trahit par l'étude d'un autre caractère tiré du grain de pollen. Au milieu des grains triangulaires, on distingue des grains quadrangulaires ; M. Gates entrevoit que cette dernière particularité est liée à la diploïdie. Pour le *gigas* d'Italie, on trouve 2 à 6 p. 100 de grains triangulaires, 87 à 90 p. 100 de quadrangulaires, 7 p. 100 de pentangulaires. Un individu de cette même origine italienne, à fleurs plus petites, présente des proportions différentes : 23 p. 100 triangulaires, 75 p. 100 quadrangulaires, 2 p. 100 pentangulaires. Avec le *gigas* de Suède, autres nombres : 9 p. 100 triangulaires, 88 p. 100 quadrangulaires, 3 p. 100 pentangulaires. Ceci révèle une instabilité fluctuante là où l'on pensait trouver la fixité.

Comparé à l'*Œnothera Lamarckiana*, l'*Œ. gigas* est diploïdique à 28 chromosomes, au lieu de 14 (à l'état somatique ; 7 chromosomes dans les cellules mâles et femelles).

Comment ce type $4n$ est-il né ? On a imaginé la combinaison d'un pollen $2n$ avec une oosphère $2n$ (Stomps, Geerts). L'apparition de mégaspores d'*Œ. Lamarckiana* à 28 chromosomes a suggéré à M. Gates une autre explication dérivant de l'absence de réduction et de l'apogamie (2). Dans cette dernière conception, il s'agit donc d'une mutation de bourgeon.

(1) M. Stomps (1912) a trouvé un demi-mutant qui est intermédiaire entre le *Lamarckiana* et le *gigas* et qui a seulement 21 chromosomes ; il l'a appelé *Œ. Lamarckiana semi-gigas*. M. de Vries (1915) a obtenu un *gigas nanella* qui, croisé avec le *gigas*, suit à peu près la loi de Mendel.

(2) M. Gates a cité des exemples variés (tirés du règne végétal et du règne animal) de types $4n$, par suite d'apogamie ou de parthénogenèse : *Thalictrum minus* (sexué), $2n = 12$, $4n = 24$; *Thalictrum purpureum* (parthénogéné-

On sait, à ce propos, que les belles recherches de MM. Marchal sur le bouturage des soies des Mousses avant la formation des tomies ou spores, c'est-à-dire avant la réduction chromatique, amène la production de plantes nouvelles *bivalens* (*Amblystegium serpens*) ; en bouturant à nouveau ces dernières, après fécondation, on peut avoir une forme *tetravalens*. On sait qu'avec le *Phascum cuspidatum* (1) la plante bivalente est si différente qu'il saute aux yeux, même les plus inattentifs, qu'il s'agit d'une véritable mutation.

La découverte de MM. Marchal se manifeste d'ailleurs sous un autre aspect, en révélant une loi curieuse et importante liant les dimensions et les volumes des cellules et des noyaux des types n, $2n$, $4n$. A mesure que le nombre des anses chromatiques croît, le noyau s'enfle et aussi la cellule, souvent du simple au double et plus. Il découle donc de ces études qu'on entrevoit ainsi une technique pour créer des êtres présentant des caractères de gigantisme. Il est vrai que, pour les Mousses, cette élévation de taille ne se trahit que pour les organes reproducteurs (anthéridies, archégones) ; pour les organes végétatifs, les cellules à gros noyaux se multiplient moins vite, et il semble qu'il s'établisse une compensation (2).

tiquē), $4n = 48$ (d'après Overton) ; *idem* pour *Wikstrœmia* (Thyméléacées), les *Rosa livida* (sexué), *R. canina* (apogamique) ; pour les animaux : *Ascaris megalocephala* (*mono* et *bivalens*) ; *Ascaris lumbricoides* (*mono* et *bivalens*) ; *Artemia salina* (Crustacé branchipode), 2 types : à Cagliari (sexué), 42 chromosomes ; à Capodistria (parthénogénétique), 84 chromosomes.

(1) Dans la plante $2n$, les tiges ont des feuilles irrégulières, à limbe réduit, asymétrique, à bords plus ou moins révolutés, les cellules marginales papilleuses, les nervures se prolongeant en corps cylindriques (7 millimètres de long = 150 μ de large), à l'extrémité desquels sont des propagules. De véritables propagules naissent à l'aisselle des feuilles supérieures, au sommet de la tige ; ce sont des corps pédicellés ou subsessiles, claviformes, ovoïdes ou elliptiques, arrondis ou apiculés, formés de tissu homogène vert puis rougeâtre, de 260-840 μ de long × 60-380 μ de large. Les organes sexuels font défaut. « Les caractères du *Phascum* aposporique, disent MM. Marchal, sont tellement tranchés que celui qui n'en connaîtrait pas l'origine ne songerait certes pas à l'attribuer à son ascendant haploïdique. » Ils ajoutent : « C'est la première fois que nous avons à constater, comme conséquence de l'état diploïdique, l'apparition de caractères nouveaux. Cette *véritable mutation expérimentale* est d'un grand intérêt théorique. »

(2) Cette compensation n'a pas dû toujours exister ; d'autres mécanismes ont dû entrer en jeu dans les temps passés, notamment dans le secondaire,

Ce dernier phénomène se manifeste dans l'*Œnothera gigas*, qui, en somme, n'est pas un type géant : cette espèce n'est pas plus grande au point de vue végétatif que les formes voisines, mais ses fleurs sont plus larges (6 centimètres au lieu de 5) ; ses graines sont plus grosses et plus lourdes. Le gigantisme de cette espèce est donc surtout cellulaire et ne se manifeste, d'ailleurs partiellement, que dans les organes reproducteurs. La moyenne des volumes des cellules épidermiques et des pétales, quand on compare l'*Œ. gigas* et l'*Œ. Lamarckiana*, est dans le rapport 2 : 1. Ce résultat se rapproche de celui signalé par Boveri pour les animaux : le nombre des chromosomes doublant, le volume de la cellule et la surface du noyau changent du simple au double. Il est à remarquer, règle qui a déjà été signalée par MM. Marchal pour les Mousses, que, pour les cellules mères, c'est le volume (et non la surface) du noyau qui est doublé. D'après M. Gates, le même rapport n'a pas été trouvé pour tous les tissus : 1,5 : 1, pour les cellules mères femelles ; 3 :1, 3,67 : 1, 3,83 : 1 dans d'autres régions.

M. Tischler a trouvé de même (1910) que, dans des races de Bananes ayant 8, 16 et 24 chromosomes, les volumes des noyaux sont entre eux comme 1 : 2 : 3 (1).

lorsque les océans et les continents furent peuplés de Reptiles gigantesques dont les dimensions monstrueuses nous stupéfient (*Diplodocus*, *Clidastes*, *Atlatosaurus* ; le fémur de ce dernier, qui est la pièce la mieux connue, mesure 3 mètres de long, 60 centimètres de large à une de ses extrémités, et on évalue la longueur générale de l'animal à 40 mètres). Ces formes extraordinaires, qui ont d'ailleurs été éphémères, ont éveillé l'imagination inventive des romanciers, notamment de M. Wells, dans son livre original intitulé *Place aux géants*, où la découverte d'un aliment nouveau amène l'accroissement brusque de la taille d'un certain nombre d'animaux, en particulier ceux de la basse-cour.

M. Prowazeck (1905), en étudiant l'influence d'un parasite tel que le *Plasmodiophora Brassicæ*, montre que ce Champignon amène une augmentation démesurée du volume des cellules ; mais ce phénomène est compensé par une réduction dans la multiplication cellulaire, ce qui neutralise partiellement la tendance au gigantisme. L'augmentation anormale des dimensions du noyau et du contenu cellulaire constitue un facteur de dégénérescence.

(1) On peut citer d'autres exemples de gigantisme, notamment dans la variété *white Queen Star* du *Primula sinensis*, étudiée par M. Keeble (1912). Le gigantisme cellulaire du noyau est compensé par un ralentissement de la croissance. M. Gregory (1909) a trouvé dans un autre type *gigas*, de la même espèce (*Star Primula*), que si les cellules sont plus grandes le nombre des chromasomes est inchangé.

Il y a lieu d'insister sur les caractères qui paraissent liés à la diploïdie. Les *Œnothera gigas* sont bisannuels, et M. Gates rapproche cette particularité de la diminution de la capacité de multiplication, c'est-à-dire d'une croissance plus lente. Bien que les fleurs soient plus grandes et les graines plus grosses, les capsules sont cependant plus courtes, mais plus épaisses; ceci est lié à une stérilité partielle et au petit nombre de graines formées. Enfin le *gigas* est plus sensible au froid : à la suite d'un abaissement accusé de température au début d'octobre, tous les boutons de cette espèce ont été fortement éprouvés, tandis que les formes à $2n$ chromosomes (au lieu de $4n$) échappèrent à cette action destructive. Cette race gigantique donne donc nettement prise à l'action du milieu (1).

Il découle de ce qui précède que plusieurs de ces petites espèces d'Onagres sont destinées à disparaître. La faible constitution de certaines de ces formes avait été signalée, dès le début, par M. de Vries, en particulier pour l'*albida*, dont les feuilles d'un vert pâle et les très petites rosettes avaient fait penser à une plante malade. Parfois, dans ces types, le pollen est atrophié ou le pistil mal constitué. C'est le cas du *lata*, où les sacs polliniques sont irrégulièrement développés et le pollen atrophié, inapte à la fécondation. C'est ce que M. Gates (1911) a constaté également pour une partie du pollen de l'*Œ. gigas* (2).

Le cas de l'*Œ. lata*, qui vient d'être mentionné d'après

(1) M. Hunger, en cultivant l'*Œnothera Lamarckiana* sous les tropiques (*Ann. Jard. bot. Buitenzorg*, 1913, XII), a constaté l'avortement de ces plantes; aucune d'entre elles n'arriva à développer une tige allongée : on n'avait, sous ce climat, que des rosettes de feuilles qui, il est vrai, se reconnaissaient comme ayant les caractères des rosettes de cette espèce. Le climat amène donc l'avortement. M. Gates (1909) a obtenu des résultats analogues avec *Œ. Lamarckiana* et *Œ. grandiflora*. En 1912, le même auteur a cultivé l'*Œ. Lamarckiana* en serre, à Chicago; pendant deux ans, la plante resta sans entre-nœuds, car elle était à l'état de rosette.

(2) D'après cet auteur, diverses particularités doivent être notées dans le développement des grains de pollen. Au début du synapsis, il y a un soudain accroissement du volume du noyau, distension de la membrane nucléaire et rupture, accumulation de karyolymphe dans le cytoplasme, formation de pseudo-noyaux. Les grains de pollen stériles gardent des cellules mères polyédriques; les cloisons peuvent ne pas apparaître. Les irrégularités observées dans les hybrides peuvent se montrer.

a montré (1912) que cette espèce se distingue des voisines par le nombre de ses chromosomes, qui est 15 au lieu de 14. Ce nombre a été trouvé aussi bien dans les cellules mères femelles ou mégaspores que dans les cellules du nucelle et d'autres tissus. Cette espèce se distingue donc par un chromosome supplémentaire (1) qui est impair. Dans 50 cellules, on a trouvé le chiffre 15 ; dans trois cas, il y a incertitude entre 14 et 15 ; on a trouvé 12 dans un cas, 16 dans deux cellules, 20 ou 21 dans une autre (2).

(1) Miss Lutz et M. Gates ont montré, indépendamment, que *lata* a 15 chromosomes. Miss Nesta Thomas et M. Gates ont fait une démonstration semblable pour le *semilata*. Dans une race dérivée de *Œ. biennis* de Madrid, on a découvert une forme *Œ. biennis lata* à feuillage de *lata*, mais à fleurs de *biennis*. Cette plante a également 15 chromosomes. L'explication est la suivante : les tétrades polliniques se composent (par irrégularité mitotique) de 2 grains à 8 chromosomes et 2 à 6 ; l'oosphère ayant 7 chromosomes, l'œuf présentera 8 + 7 = 15 chromosomes. Ce quinzième chromosome est associé à un certain caractère de feuillage. On sait qu'il y a, pour certains Insectes, une théorie (Wilson) qui associe la présence de l'hétérochromose à certains caractères, notamment à ceux du sexe femelle.

On entrevoit ici la notion de mutations parallèles (Stomps, 1914) : en croisant *Œ. biennis* × *Œ. biennis cruciata*, on a obtenu des mutations semblables et formant le pendant à celles que M. de Vries a pu obtenir avec l'*Œ. Lamarckiana* : on a ainsi *Œ. biennis nanella*, *biennis semigigas*.

M. Gates (1911), en croisant *lata* × *gigas*, a eu 21 chromosomes (7 + 14). A la réduction, il y a ségrégation en 10 et 11. M. Gates croit qu'il y a deux méthodes de réduction : une par appariement des filaments chromatiques et l'autre par ajustement bout à bout des chromosomes paternel et maternel. Les chromosomes gardent leur individualité. Leur façon de se comporter est la cause de la mutation de l'*Œ. Lamarckiana*.

Gates (1914), en croisant l'*Œ. grandiflora* et l'*Œ. rubricalyx*, a obtenu : *semilata-grandiflora*, combinant les caractères de *semilata* avec les caractères hérités de *grandiflora*; de même *lata-rubricalyx*, feuillage et port de *lata*, combiné avec la pigmentation rouge de *rubricalyx*. Toutes ces plantes ont 15 chromosomes au lieu de 14, et il ne semble pas douteux que le caractère *lata* et *semilata* ne soit en rapport avec cet extrachromosome.

(2) Ces résultats s'accordent avec les observations de M. della Valle (1909), qui a signalé l'existence de la variabilité fluctuante pour le nombre des anses dans les cellules de l'espèce étudiée (animale) ; autour du nombre 24, qui est caractéristique, on trouve, par exemple, des nombres variant de 19 à 27 : 19 (1 cas), 21 (1 cas), 22 (1 cas), 23 (6 cas), 24 (16 cas), 25 (12 cas), 26 (2 cas), 27 (1 cas). M. Henneguy a fait remarquer à ce sujet (*Année biolog.*, 1909) : « Ce travail attirera sûrement l'attention des cytologistes qui ne sont pas inféodés aux théories weismanniennes et pour lesquels la constance des anses et l'individualité des chromosomes ne constituent pas un dogme intangible. »

Le caractère de stérilité que l'on constate souvent dans les petites formes de mutation a fait naître l'idée que ces plantes étaient peut-être des hybrides. C'est expliquer les phénomènes de la mutation par l'hybridation. Cette manière de voir a été envisagée, dès 1902, par M. Bateson et miss Saunders : « Nous ne pouvons éviter d'exprimer un doute concernant la merveilleuse série de mutations que M. de Vries a signalées récemment ; ne peut-on soupçonner que les dérivés de l'*Œnothera Lamarckiana* proviennent de quelque croisement initial insoupçonné (1). » Cette hypothèse a été reprise par M. Vernon (H.-M.), en 1903, qui admet que l'*Œ. Lamarckiana* est probablement une variété horticole de l'*Œ. biennis* et qu'elle peut avoir une origine hybride. Les mutations obtenues par M. de Vries seraient des retours partiels aux ancêtres initiaux des plantes étudiées.

M. Mac Dougal a combattu, en 1903, cette opinion. « Avec quelle espèce le *biennis* se serait-il croisé pour produire le *Lamarckiana* ? Le genre comprend un nombre relativement faible de types tous américains ; aucun d'eux ne paraît pouvoir fournir, par son hybridation avec *biennis*, l'explication de l'origine du *Lamarckiana* (2). »

M. Davis, en 1911, est revenu sur cette question, en la serrant d'un peu plus près ; il a examiné un hybride de l'*Œnothera biennis* et de l'*Œ. grandiflora*, qui ressemble au *Lamarckiana* à un tel degré que cela justifie, dans son opinion, la naissance de cette espèce par la combinaison de ces deux Onagres

(1) M. de Vries a montré que le pollen de son *Lamarckiana* renferme des grains déformés, fait qui a été mentionné par Pohl dans un Mémoire que M. de Vries a signalé.

M. Mac Dougal fait remarquer, à ce propos, que le *biennis* croissant dans le voisinage de New-York montre une proportion plus considérable de pollen déformé que celui des échantillons cultivés de *Lamarckiana* au jardin botanique de New-York.

(2) Cette plante est constante depuis cent cinquante ans (de Vries, *Bot. Gaz.*, t. LVII) ; quant aux types de mutation, ils ne présentent aucun caractère des autres espèces du genre, y compris le *biennis*. Il est bon de remarquer que les études sur les *Œnothera* américains ont révélé des types à grandes fleurs (*grandiflora*, *Hookeri*, *Lamarckiana*), des types à petites fleurs (*muricata*, *cruciata*) ; on doit signaler : *Œ. Cockerelli* (du Colorado), *Œ. strigosa* (du parc Yellowstone) et le *suaveolens* récemment étudié en 1918 par M. de Vries.

sauvages américains (1). Il a exposé ses raisons expérimentales et historiques en faveur de cette hypothèse, et il continue ses essais en vue d'une synthèse d'un type absolument semblable à l'*Œ. Lamarckiana.*

M. Lotzy (1916) abonde tout à fait dans le même sens que M. Davis, et il s'exprime même avec une intransigeance très particulière. Il s'appuie sur des définitions de l'espèce ou de ce qui a été considéré comme tel. Le *linnéon* (espèce linnéenne) est formé de groupes d'individualités qui se ressemblent; le *jordanon* (espèce jordanienne) se propage identiquement à elle-même dans les conditions excluant le croisement avec des individus appartenant à d'autres groupes (à l'exception de caractères modifiés par le milieu, — modifications regardées comme sans importance) ; l'*espèce* (véritable espèce pour M. Lotzy) désigne un groupe d'individus de constitution semblable, incapables de former plus d'une sorte de gamètes ; tous les individus monogamétiques, de constitution identique par conséquent, appartiennent à une espèce.

Ces définitions posées, la condamnation de la théorie de la mutation ne se fait pas attendre. Si nous définissons une mutation un changement de constitution se produisant dans un individu homozygote (à gamètes semblables) qui devient hétérozygote sans avoir été croisé avec une autre espèce, nous

(1) Selon lui, le *Lamarckiana* de Vries est né en Europe de 1778 à 1797, comme un hybride entre *Œ. biennis* et *Œ. grandiflora. L'Œ Lamarckiana* de Seringe est une forme du *grandiflora.* L'évidence contre l'existence d'une espèce américaine de *Lamarckiana* est fortifiée par l'étude de l'herbier Gray. Le *Lamarckiana* de de Vries est dérivé de plantes mises en vente en 1860 par Carter et C°. M. Gates (1910-1917) formule des opinions différentes. Le *Lamarckiana* serait connu depuis 1614.

M. de Vries (1914) est revenu sur cette question. Une discussion fondée sur les textes originaux et les échantillons d'herbier conduit l'auteur à démontrer que l'*Œ. grandiflora* Lamarck (*Œ. Lamarckiana* Seringe) est conservé dans l'herbier Lamarck et doit être considéré comme l'espèce uniforme qu'on cultive sous ce nom. M. Davis est le seul botaniste qui identifie à l'*Œ. grandiflora* un autre échantillon de l'herbier de Lamarck, portant aussi le nom de *grandiflora,* mais distinct du précédent. Selon M. de Vries, cette opinion est erronée, et la comparaison des fruits suffit pour le prouver.

M. Davis (1915) dit que, dans l'herbier Lamarck, les échantillons de l'abbé Pourret sont des formes de l'*Œ. grandiflora* Solander. Pour le spécimen d'André Michaux, il ne précise pas ses affinités.

pouvons affirmer que, si le phénomène est possible théoriquement, on ne peut citer aucun fait prouvant qu'il se soit jamais produit.

Dans le cas de l'*Œnothera Lamarckiana*, jamais cette espèce n'a été obtenue dans un état homozygote, c'est-à-dire dans un état où elle n'engendre pas de petites espèces de mutation. Puisque l'on peut affirmer qu'elle n'a jamais été observée à cet état, elle est donc toujours hétérozygote, et l'apparition des formes multiples qu'elle engendre n'est pas plus étonnante que l'apparition d'argent dans un alliage ou un minerai de plomb qui contient ce métal plus précieux.

La question du *Lamarckiana* est ainsi résolue d'une manière très simple : « M. de Vries a prouvé que l'*Œnothera Lamarckiana* était hétérozygote, et il n'a rien *prouvé* d'autre ; tout le reste est pure hypothèse. »

Ce qui prouve bien que *Lamarckiana* est hétérozygote, c'est le résultat du croisement avec un de ses mutants. F_1 (symbole des hybrides de première génération) n'est pas uniforme dans le cas précédent. Cela prouve que l'*Œ. Lamarckiana* est apte à former plus d'une sorte de gamètes ; c'est donc une plante hétérozygote, bref un hybride (1).

M. Leclerc du Sablon a cherché, par le raisonnement, en s'appuyant sur les exceptions à la loi de Mendel (Pois de senteur : 1° une variété à couleur pourpre et grains de pollen longs croisée avec une autre à couleur pourpre à grains de pollen ronds ; 2° une variété à corolle pourpre et à étendard replié croisée avec une autre à couleur rouge à étendard droit), si l'Œnothère de Lamarck ne se conduisait pas comme un hybride chez qui les exceptions seraient poussées un peu plus loin que pour les Pois de senteur étudiés par Bateson (2).

(1) M. Herchert Nilsson a, dit M. Lotzy, « admirablement » prouvé que le *linneon Œ. Lamarckiana* produit par autofécondation différents mutants et en différentes proportions. M. de Vries le reconnaît bien quand il dit : « La mutabilité d'une race pure n'est pas du tout toujours la même : la récolte d'une mère est fréquemment plus riche en mutants que celle qui est voisine. »

(2) Voici son raisonnement : « Supposons que l'Œnothère de Lamarck soit un hybride dont les parents diffèrent par trois caractères ; l'un ayant les caractères A, B, C, dominants et l'autre les caractères récessifs *a*, *b*, *c* ; sa formule sera A*a*, B*b*, *Cc*, les caractères A, B, C étant seuls apparents. La répartition des

D'après lui : « Les mutations de l'Œnothère de Lamarck peuvent donc être considérées comme les conséquences de la nature hybride de cette plante. Le seul exemple sur lequel est fondée la théorie des mutations périodiques peut donc recevoir une interprétation différente de celle que lui a donnée de Vries et être rattaché à la théorie de l'hybridation établie par Mendel et développée par Bateson. »

Il faut reconnaître que M. de Vries a, depuis longtemps, prévu cette objection, et le deuxième volume de la *Mutations theorie* (publié de 1902 à 1903) s'occupe de l'étude des résultats des croisements de l'*Œnothera Lamarckiana* avec les petites espèces nées de mutations ou avec les espèces voisines (*Œ. biennis, cruciata, muricata,* etc.). Ce sont ces recherches qui l'ont conduit à découvrir une série de phénomènes très curieux, très compliqués dans l'histoire de l'hybridation sur lesquels je reviendrai plus loin (1).

caractères dans les hybrides de deuxième génération obtenue par autofécondation sera donnée par la formule $(A+a)^2 (B+b)^2 (C+c)^2 = (ABC + ABc + AbC + aBC + Abc + aBc + abC + abc)^2$, où chacun des huit termes représente les huit associations possibles de caractères fournis par chaque gamète. Admettons maintenant : 1° que ces huit associations, au lieu d'être en nombre égal, sont entre elles comme les nombres 300, 2, 2, 2, 1, 1, 1, 300 ; 2° qu'il y a incompatibilité entre les caractères correspondant aux huit termes du produit :

$$A^2B^2C^2,\ A^2B^2c^2,\ A^2b^2C^2,\ a^2B^2C^2,\ A^2b^2c^2,\ a^2B^2c^2,\ a^2b^2C^2,\ a^2b^2c^2$$

« On obtiendra les caractères des hybrides de deuxième génération en développant la formule :

$$(300\ ABC + 2\ ABc + 2\ AbC + 2\ aBC + Abc - aBc - abC - 300\ abc)$$

et en supprimant les combinaisons impossibles. On a sur 190 866 individus :

ABC	185 436
ABc	1 200
AbC	1 200
aBC	1 200
Abc	600
aBc	600
abC	600

97 p. 100 des descendants ont le même caractère que l'Œnothère de Lamarck ; les autres, appartenant à plusieurs types, en diffèrent au moins par un caractère et correspondent aux espèces mutantes. »

(1) M. Blaringhem (en 1911), dans son livre intéressant de la *Transformation brusque des êtres vivants*, a exposé la théorie de la mutation et adopte complètement l'opinion de M. de Vries, que l'hybridation n'a rien à voir avec la mutation : « Il n'a pas été question jusqu'ici de la *périodicité de la mutation*, partie faible de la théorie de M. de Vries, utilisée seulement pour un exposé

Il reste, malgré tout, un point de doute pour le cas *Lamarckiana*, mais, pour M. Davis, l'*Œnothera gigas* apparaît comme une véritable espèce de mutation, à cause de ce fait que ses variations extérieures sont accompagnées d'un caractère nucléaire qui entraîne et explique le gigantisme.

La mutation peut se manifester d'une manière opposée au cas qui vient d'être rappelé, car au gigantisme s'oppose le nanisme. Une des plus caractérisées, parmi les petites espèces d'Onagres, est l'*Œnothera nanella*. Les graines de cette plante furent envoyées, dès le début, au service de la Culture du Muséum, et les pieds nains obtenus en 1904 et 1905 atteignirent à peine 23 centimètres de haut. Les résultats de ces cultures, qui contrôlaient complètement ce qu'avait annoncé M. de Vries, ont été publiés par nous en 1906 (1). Depuis cette époque, une découverte importante a été faite sur ces végétaux nains par M. Zeylistra, en 1910-1911 ; il a signalé dans les tissus vasculaires un *Micrococcus*, et il a constaté que les boursouflures des feuilles et le rabougrissement des tiges étaient dus à la présence de cette Bactériacée. On pouvait être tenté de penser que le nanisme était un caractère lié au parasitisme, mais M. Zeylistra montra que les rares pousses dépourvues de Microque sont cependant naines. M. de Vries a essayé de débarrasser, par des cultures appropriées et par des croisements bien combinés, l'Onagre nain de son parasite. Les fumures azotées accélèrent la croissance et augmentent la réceptivité ; le phosphate de chaux diminue, au contraire, la prédisposition au développement microbien. Il a pu doser les fumures pour arrêter la maladie, et le nombre des organes malades s'est abaissé au point de donner aux individus l'aspect des plantes saines. Il a ensuite éliminé le parasite en faisant intervenir la loi de Mendel (ou de Naudin). Il a pollinisé une plante naine résultant du croisement de *Œ. nanella* par *Œ. biennis* avec du pollen de l'*Œ. nanella* ordinairement ma-

général du problème de la descendance ; il ne faut donc pas ramener à des hypothèses indémontrables ce qui devrait être discuté seulement après des expériences. »

M. Gates (1913, V) pense que la théorie mendélienne de la mutation est réfutée.

(1) Costantin, Transformisme appliqué à l'agriculture (*Bibliothèque scient. intern.*, 1904, p. 65).

lade, croisement qui fournit un haut pourcentage de plantes saines du type *nanella*. Ces *Œ. nanella*, débarrassés de la Bactérie, fleurissent quand la tige a 10 centimètres de haut ; leurs feuilles sont pétiolées, étroites et analogues à celles de l'*Œ. Lamarckiana* ; les fleurs sont débarrassées des particularités accompagnant le nanisme.

Doit-on envisager ce résultat comme un phénomène se rattachant à l'hérédité acquise? On serait tenté de le croire, au moins pour la taille, car les autres caractères s'évanouissent. Je crois cependant qu'il n'en est rien. Voici pourquoi. Dans ces dernières années, le service de la Culture du Muséum a reçu, à plusieurs reprises, des graines d'*Œnothera nanella* du jardin botanique d'Amsterdam. Je fus très étonné de constater que les plantes qui se développaient étaient géantes et n'avaient aucun caractère de nanisme vérifié antérieurement. Ce résultat pouvait être dû à une erreur des étiquettes (cela arrive malheureusement fréquemment, par suite de l'intervention d'ouvriers peu soigneux chargés de la récolte ou de l'expédition). Mais les mêmes faits furent observés trois années de suite, de sorte qu'il paraît nécessaire de conclure que l'*Œ. nanella* ne conserve pas son nanisme. On pourrait admettre qu'il s'agit, dans ce cas, de ce que M. Bartlett appelle *mass mutation* (c'est-à-dire une mutation se produisant totalement, se manifestant dans cent pour cent de la progéniture) ; mais il paraît plus vraisemblable de penser que cette espèce doit tirer ses caractères de la présence du *Micrococcus* (1).

Malgré les faits qui viennent d'être rapportés, la mutation reste cependant un phénomène très important et, dans certains cas, d'une très grande netteté. L'exemple décisif en faveur de cette conception me paraît fourni par les Mousses apogames : la mutation a été prévue grâce au raisonnement par MM. Marchal ; l'expérience a contrôlé leur conception, elle a même établi, dans le cas du *Phascum*, que l'amplitude de la variation était plus grande qu'on ne s'y attendait. Les données ainsi établies prouvent que la mutation peut se produire en dehors de l'œuf, car il s'agit de mutation de bouture ou de

(1) Il serait utile de vérifier si le *gigas nanella* doit son rabougrissement à la présence de Bactéries dans les vaisseaux.

bourgeon. Il semble bien que le cas de l'*Œnothera gigas* se rattache à cette série de phénomènes, et le critérium nucléaire (1) paraît avoir alors une importance incontestable (2).

Ce qui donne à la mutation son caractère fondamental, c'est qu'on a pensé qu'elle permettrait d'ouvrir, pour la pratique, des champs nouveaux à exploiter. Deux découvertes semblent justifier ces espérances : celle du *Capsella Heegeri* sur la place du marché de Landau en 1897, puis plus tard (1908) celle du *Capsella Viguieri*, par Paul Viguier, agrégé-préparateur de chimie à l'École normale supérieure à la gare d'Izeste (Pyrénées) ; elles ont contribué à montrer que la mutation n'a pas toujours la faible amplitude que l'on peut constater quand on étudie les petites espèces d'*Œnothera* observées par M. de Vries. Les fruits de ces deux Bourses-à-Pasteur sont radicalement différents de ceux des plantes qui ont servi de point de départ.

Le *Capsella Heegeri* de M. de Solms-Laubach a un fruit qui rappelle celui d'une Cameline ; le fruit du *Capsella Viguieri* de M. Blaringhem rappelle celui d'un *Holargidium*, car il est à quatre valves. Or, cette dernière Bourse a été obtenue en quantité considérable : M. Blaringhem a pu en cultiver des champs entiers, et cette plante est stable. J'en ai reçu, pour ma part, une grosse touffe que je conserve soigneusement dans mon laboratoire. Si donc cette plante présentait un intérêt pratique, au lieu d'être une mauvaise herbe, on pourrait en avoir des champs entiers. Elle pourrait entrer instantanément dans le domaine de l'agriculture. Ce sont là des faits d'une portée considérable qui n'échapperont à personne, car, en fait, le type nouveau ainsi signalé a la valeur d'un genre. C'est une mutation de grande amplitude méritant d'être qualifiée mutation générique.

(1) M. Gates (1913, V) dit que la théorie de la prémutation est rendue non nécessaire par l'étude du noyau. Selon lui, la mutation est un processus indépendant, qui requiert une explication spéciale.

(2) M. Babcock a envisagé récemment (1918) le cas de plantes ayant le même nombre de chromosomes, mais qui peuvent différer l'une de l'autre. Il fait jouer un rôle à ce qu'il appelle *factor mutations*, qui peut avoir des effets somatiques; mais il est excessivement rare que ceci entraîne des changements somatiques extensifs.

On peut comprendre, en tenant compte d'applications dont la réalisation est possible, tout l'intérêt qu'il peut y avoir à édifier une théorie expliquant un phénomène aussi important que celui de la mutation; M. de Vries l'avait essayé autrefois, mais il a cru indispensable d'y revenir en 1913, et les nouvelles conceptions introduites par lui dans la science sont originales; elles visent à l'explication de tous les faits qu'il a pu récolter dans l'étude de l'hybridation des espèces d'*Œnothera* nouvellement créées.

Quelles peuvent être les causes de la mutation? Il en envisage de deux sortes : les unes internes, les autres externes. Il remarque que les *Œnothera Lamarckiana* préfèrent les surfaces en culture et se multiplient abondamment dans les champs en friche et sur les bords des terrains cultivés. Les causes externes peuvent fournir des conditions favorables ou défavorables à l'évolution, et le polymorphisme pourrait être en relation étroite avec le sol. Mais cette manière de voir est trop en opposition avec les conceptions ordinaires de l'auteur pour qu'il s'y arrête longuement. Il revient tout de suite à ses idées favorites, qui l'amènent à considérer le noyau comme l'organe héréditaire par excellence. Les pangènes, particules par lesquelles se transmettent, à travers les générations, les caractères stables des êtres, sont en réalité cachés lorsqu'ils sont concentrés dans le noyau ; ils ne deviennent visibles pour nos sens que lorsqu'ils en sortent, pour pénétrer dans le protoplasma. Ce passage de l'état caché à l'état visible correspond à deux types de pangènes : les « inactifs », qui sont en connexion avec des propriétés latentes, non apparentes ou accidentellement visibles; les « actifs », qui correspondent à des caractères toujours nettement manifestés. Le passage pour les pangènes de l'état inactif à l'état actif (c'est-à-dire la sortie du noyau) correspond à une mutation, et on en distingue ainsi de deux sortes. Les mutations régressives, où une propriété visible devient latente ; les mutations progressives, où un caractère latent devient visible. Ce sont là des considérations déjà développées dans l'étude des demi-races, des races moyennes des variétés nouvelles (Trèfle des prés, Trèfle incarnat, etc.).

Au point de vue des croisements, d'après M. de Vries,

quand on croise une race à pangènes actifs avec une race à pangènes inactifs, on a une disjonction des hybrides à la deuxième génération (loi de Mendel).

Ce premier cas ainsi envisagé ne comprend pas celui des *Œnothera* et, pour expliquer ce dernier dans toute sa complexité, l'auteur imagine une autre catégorie de pangènes. Ceux dont il vient d'être question sont stables ; de ce fait qu'ils sont cachés ou visibles, il ne résulte pas qu'ils soient changés dans leur essence quand ils apparaissent ou qu'ils disparaissent pour nos regards. En fait, dans ces cas de mutation, le nombre des types de pangènes reste le même, et la stabilité persiste. Il y a lieu de considérer un autre cas où les pangènes sont instables par leur nombre et leur nature.

M. de Vries qualifie les pangènes de cette nouvelle catégorie par l'adjectif « labiles ». Il peut arriver que, tout à coup, par suite d'une cause d'ailleurs inconnue, la stabilité des caractères des pangènes se trouve ébranlée, ils se transforment en pangènes labiles ; dès que ceci se produit, on voit s'ouvrir une période particulière désignée sous le nom de prémutation : c'est celle qui prépare la voie des mutations répétées. Quand ce phénomène bat son plein, les espèces nouvelles apparaissent d'une manière fréquente, et l'on assiste à la naissance de toute une famille d'êtres nouveaux. Cette période dure plus ou moins longtemps, puis on s'achemine vers une autre phase, qui est la sortie de la mutation due à la transformation des pangènes labiles en pangènes stables. Le cas de l'*Œnothera Lamarckiana* rentre dans ce type. En 1886, dans le champ d'Hilversum, la prémutation était déjà commencée, car des phénomènes inaccoutumés (ascidies, fascies, etc.) faisaient prévoir quelque chose d'anormal; la présence de types nouveaux (*brevistylis*, etc.) plaidait dans le même sens; de 1886 à 1900, la mutation s'est manifestée par l'apparition d'une pléiade absolument extraordinaire de formes nouvelles (pourquoi distincte de la prémutation ?) Cette activité créatrice certainement ne se maintiendra pas, et cette espèce rentrera dans le type de reproduction normale et stable.

M. de Vries, et c'est là ce qu'il y a de plus original dans sa nouvelle conception, pense qu'on peut avoir un critérium pour

déceler l'existence de pangènes inactifs par le croisement. En hybridant une espèce à pangènes actifs et stables avec une espèce à pangènes inactifs, la disjonction se produit dès la première génération. On voit apparaître notamment des hybrides jumeaux ou trijumeaux.

Les hybrides jumeaux se rencontrent couramment, quand l'*Œ. Lamarckiana* est croisé avec d'autres espèces. M. de Vries les a étudiés d'une manière approfondie. Des jumeaux analogues ont été obtenus avec l'*Œnothera grandiflora* (1) de l'Alabama. Ils ont été signalés et étudiés dans les cultures de M. Davis, comme dans les expériences faites en Hollande (Amsterdam) (2). L'explication est la même dans les deux cas. « Les jumeaux, dit M. de Vries (3), diffèrent selon le choix de l'un ou l'autre parent. Dans certaines combinaisons, ils portent le nom de *læta* et de *velutina*; dans d'autres, ceux de *densa* et de *laxa*. La division se produit lorsque l'*Œ. Lamarckiana* (4) ou l'*Œ. grandiflora* sont employés comme parents fournissant la graine, aussi bien que lorsqu'ils fournissent le pollen pour le croisement. Souvent les combinaisons donnent les mêmes jumeaux dans deux croisements réciproques, et aucune différence n'est observée entre les deux cas. »

En 1918, M. de Vries (5), en croisant l'*Œ. Lamarckiana* avec l'*Œ. grandiflora*, a obtenu des hybrides triples : *ovata, lutea* et *brunnea*; la mutation d'*ochracea* croisé avec *Lamarckiana* donne *ovata* et *lutea* (6).

(1) M. Davis (1909) a étudié le développement du pollen de cette plante; elle se comporte de la même manière que l'*Œnothera biennis* (Davis, 1910), chez lequel, pour le pollen comme pour les ovules, l'auteur a constaté que la réduction chromatique avait lieu par le passage de 14 à 7 chromosomes.

(2) Aucune description n'avait été publiée en 1916 ; nous ne savons si elle a paru depuis cette époque.

(3) De Vries (1916, *Scientia*) : Les amphiclines (qui retournent au père, ou à la mère) en sont des variétés ; (Davis, 1914) : les patroclines sont des espèces qui dominent quand elles fournissent le pollen ; *idem* et inverse, matroclines.

(4) En croisant *Œ. muricata* et *Œ. Lamarckiana*, les *læta* sont vigoureux et hauts, pourvus de feuilles tendres, à peu de poils, l'inflorescence dense, à petits fruits ; les *velutina* sont faibles, bas, les épis ont des entre-nœuds allongés, les fruits sont en massue, épais.

(5) *Bot. Gaz.*, mai 1918, *65* : 377-422.

(6) Miss Lutz a croisé *Œ. lata* ♀ × *Œ. gigas* ♂; 44 plantes hybrides ont fleuri la première année (fait à noter, car *lata* est bisannuel). On peut en distinguer

Ces phénomènes curieux (1), révélés par l'hybridation, amènent à envisager le cas des espèces « hétérogames » : elles sont définies par ce fait que la transmission de certains caractères s'effectue par un seul sexe, et il est impossible de les faire passer dans la descendance par l'intervention de l'autre sexe, c'est-à-dire que le pollen et les oosphères se comportent différemment. Cette particularité, qui existe chez un certain nombre d'anciennes espèces, favorise l'apparition de pangènes labiles. L'*Œ. Lamarckiana* n'est pas hétérogamique. Au point de vue morphologique, une espèce hétérogamique ne se distingue en rien d'une espèce sauvage ; il en est de même au point de vue physiologique, mais l'hybridation révèle des différences suivant qu'on utilise la partie mâle ou femelle. En croisant *Œ. muricata* ♀ par *Œ. biennis* ♂, on a un hybride vigoureux, à feuillage épais, à tige ferme et riche en fleurs ; le croisement inverse donne un hybride grêle, à tige penchée à l'extrémité, à feuillage pâle, à épi allongé et avec une à trois fleurs. La conséquence est donc que les cellules femelles transmettent d'autres caractères que les cellules mâles. En faisant un pas de plus, on arrive à la limitation sexuelle complète : certains

trois classes : 1° classe *lata*, 2 individus typiquement *lata* à 15 chromosomes, annuels tous deux ; 2° classe *gigas*, 6 individus à 30 chromosomes, 2 annuels, dont 1 presque *gigas*, les autres assez divers ; 3° classe intermédiaire, 32 individus, dont 21 annuels, à 22-23, peut-être 21 chromosomes ; les uns penchent vers *lata*, d'autres vers *gigas*, d'autres se rapprochent de *Lamarckiana*, de *rubrinervis*. Le pollen tient de ceux des parents et est de médiocre qualité.

(1) Il est cependant indispensable, avant d'aller plus loin, de faire une restriction. Il est des cas où la loi de Mendel s'applique à certaines espèces nouvelles (pourquoi?). Exemples : *brevistylis* × *Lamarckiana* (F_1 uniforme ; F_2 à la deuxième génération, trois styles longs, un court) ; *gigas nanella* × *gigas* nains récessifs (ici encore les Bactéries du sol interviennent ; on ne saisit pas très bien comment la présence ou l'absence de Bactéries est un caractère unité). M. Gates a constaté quelque chose d'analogue (1914) en croisant le *grandiflora* et le *rubricalyx*. Il remarque que de nombreuses différences entre ces deux plantes (pubescence, époque de floraison, bourgeons, feuilles) correspondent à des caractères qui se fusionnent chez les hybrides sans dominance, sans disjonction ; il n'y a pas à invoquer des unités multiples. C'est, selon cet auteur, la preuve que la mutation et l'hybridation sont deux phénomènes indépendants.

D'après M. Gates (1913), le croisement d'*Œ. gigas* avec diverses formes donne des résultats indiquant un conflit qui paraît lié à la distribution des chromosomes. Le croisement d'espèces à grandes fleurs avec petites fleurs cède quelquefois des hybrides purs patroclines, d'autres fois des hybrides jumeaux.

caractères héréditaires sont transmis par un sexe et pas du tout par un autre. Dans un cas ultime même, par croisement réciproque double, aucun caractère hétéroganique ne peut atteindre la descendance, et on a :

(Œ. biennus × muricata) × (Œ. muricata × biennis) =
Œ. biennis (1).

Un autre cas curieux à étudier est celui des espèces inconstantes, comme le *scintillans* (2). On admet que les pangènes des deux sexes ne sont pas semblables : dans les ovules, ils sont à l'état labile et, dans le pollen, à l'état actif. Il en résulte une disjonction à chaque fécondation (3).

Ce sont là des notions, on le voit, très curieuses; elles montrent que la connaissance des phénomènes de l'hybridation ménage encore beaucoup de surprises.

Les conceptions théoriques qui viennent d'être exposées conduisent donc à l'opinion que la mutation peut se produire parfois comme un épanouissement brusque de petites formes nouvelles, c'est ce qu'on a qualifié de « mutation par explosion ».

M. Willis, en étudiant la flore endémique de Ceylan, a cru trouver un exemple d'une pareille mutation explosive. Sur 2 809 Angiospermes, il a signalé 809 espèces endémiques; au milieu de 1 027 genres, 23 sont localisés à Ceylan. Parmi ces genres endémiques, 17 ont 1 espèce, 4 en ont 2 ou 3, 2 seulement en ont plusieurs (*Doona*, 11; *Stemonoporus*, 15, 2 Diptérocarpacées). Or, en donnant des coefficients 1, 2, 3, 4, 5, 6 aux

(1) Il peut y avoir combinaison avec des caractères non hétérogamiques. Par exemple, en croisant *Œ. biennis* avec *Œ. cruciata* à pétales linéaires, on a : (*Œ. biennis × cruciata*) × (*Œ. cruciata × biennis*) = *Œ. biennis* (mais à fleurs, à pétales linéaires). Cette même forme est née (sans hybridation) par mutation de l'*Œ. biennis*.

(2) Les espèces hétérogamiques sont constantes.

(3) L'*Œ. scintillans* a fait son apparition dans la descendance de l'*Œ. Lamarckiana*, en 1895 et 1897 (un exemplaire), en 1896 (six exemplaires). Ces individus autofécondés ont donné: 52 à 59 p. 100 de *Lamarckiana*, 34 à 36 p. 100 de *scintillans*, 3 à 10 p. 100 d'*oblonga*, 1 p. 100 de *lata*.

Les deux plantes *scintillans* nées de la descendance *lata* présentent : l'une (bisannuelle), 68 p. 100 de *Lamarckiana*, 15 p. 100 de *scintillans*, 14 p. 100 d'*oblonga*, 2 p. 100 de *lata*, 1 p. 100 de *nanella* ; l'autre (annuelle), 55 p. 100 de *Lamarckiana*, 37 p. 100 de *scintillans*, 7 p. 100 d'*oblonga*, 1 p. 100 de *lata*.

espèces d'après leur caractère très commun, commun, rare ou très rare, on donne le coefficient 3 à 1508 espèces à très large distribution ; coefficient 3,5, à celles qui s'observent à Ceylan et dans l'Inde ; coefficient 4,5, pour les 23 genres endémiques ; coefficient 4,6, pour les espèces de *Doona* ; coefficient 5,4, pour les *Stemonoporus*. De ces chiffres, M. Willis déduit que, si la variation dans la nature était lente et s'opérait à petit pas, avec adaptation au milieu, les nouvelles espèces devraient être mieux adaptées que les espèces mères, d'où elles sont sorties, et par cela même plus communes. C'est l'inverse qui est vrai. La conclusion est que les espèces de *Stemonoporus*, nées en grand nombre (il y en a 15) par une sorte d'explosion créatrice, ne dérivent pas d'une *adventageous reponse to local conditions* (de Vries).

C'est là un raisonnement qui est peut-être un peu spécieux : quand on rencontre un filon de serpentine ou un minerai de zinc et qu'on y trouve une forme à aire étroitement localisée, cela prouve tout simplement que c'est le sol qui a fait naître cette variété.

M. Ridley, en 1916, a fait une critique assez fine du travail de M. Willis. Il fait remarquer le caractère souvent incertain des mots rare ou commun, et il rappelle que, lorsqu'il visita Ceylan en 1888, partout aux environs de Peradeniya l'*Hedychium coronarium* était abondant ; dans une nouvelle visite, en 1912-1913, il ne vit plus cette espèce nulle part. La destruction d'une espèce peut tenir au développement d'un parasite, comme ce fut le cas entre ces deux dates pour le *Lantana mixta*. Il cite des faits qui plaident en faveur de la disparition de certains types végétaux, sans cataclysme géologique, par l'intervention de l'Homme, par des changements climatériques, etc. Il s'élève contre les calculs sur les espèces endémiques fondés sur la flore de de Trimen, bon ouvrage, mais un peu ancien, qui a besoin d'une revision, en tenant compte de tout ce que l'on connaît de nouveau sur les contrées voisines, par les découvertes de ces dernières années. Il demeure sceptique vis-à-vis du rôle de la mutation, et il croit bien plutôt à l'action du milieu et au rôle de la sélection naturelle. Son travail renferme des exemples intéressants d'adaptation ; j'en

citerai seulement quelques-uns. Le *Microcarpæa mucosa* R. Br. est une petite Scrofularinée qui croît au bord des étangs, et, sur les rives, la plante est dressée de 7 à 9 centimètres de haut, à petites fleurs violettes; mais, sous l'eau, elle forme de larges et courtes touffes, et la corolle dépasse à peine le calice; le limbe est réduit à un rudiment, portant simplement les traces de couleur violette (1). Un *Vitex* sur les sables de Pahang est rampant à courtes branches (15 centimètres de haut) à feuilles ovales, à pointes mousses, $2^{cm},5$ de long; transportée à Singapour, cette plante est devenue un buisson de 3 mètres de haut, à feuilles trifoliées, à folioles obovales, aiguës (de $6^{cm},75$ de longeur × $2^{cm},5$ de large) : c'était le *Vitex trifoliata*. Je pourrais multiplier les exemples ; on peut en ajouter deux qui mettent en évidence le rôle de la sélection : pour le *Calophyllum inophyllum*, dont les fruits sont dispersés par la mer, aussi cette espèce croît-elle sur le littoral ; pour le *Crinum asiaticum* espèce seulement fertilisable par un Sphingide crépusculaire, et qui ouvre ses fleurs exactement à l'époque de l'apparition du Papillon. Selon M. Ridley, les nouvelles théories de l'évolution mériteraient d'être rapprochées « de la vieille hypothèse de la création, avec le créateur laissé dehors et rien à la place ». C'est là un jugement un peu sommaire, qui méconnaît la grande œuvre d'évolution expérimentale entreprise par M. de Vries et son école. Ce dernier auteur a certes un peu trop négligé l'action des causes physico-chimiques (2), comme

(1) Voir Hiern, Forms of Floating Leaves (*Camb. Phil. Soc.*, XIII). Le long des rivières rapides avec forêts, les feuilles parfois submergées par les torrents sont étroites (on observe ces phénomènes de convergence pour *Calophyllum*, Guttifères ; *Ixora*, Rubiacées ; *Hygrophila*, Acanthacées ; *Didymocarpus*, Gesnéracées; *Podochilus*, Orchidacées) ; ailleurs elles sont beaucoup plus larges.

(2) C'est peut-être à des causes de cette nature qu'il faut rattacher l'apparition de variations héréditaires dans les types alpins (Wettstein, 1909) : un *Ranunculus alpestris* vivace, qui a donné une forme juvénile annuelle, dont on a vérifié le caractère héréditaire.

M. Gates (1913, I) a discuté les problèmes de l'évolution et de l'adaptation à la lumière des récents travaux sur la mutation, et il conclut que de simples facteurs comme la sélection naturelle et mutation sont insuffisants pour expliquer toute l'évolution, quoique ces facteurs aient pu jouer leur rôle.

Les travaux de M[me] Victor Henry (1914) ont établi de même l'influence des conditions de milieu sur l'apparition de races nouvelles et stables du Bacille du Charbon (formes rondes, notamment).

facteurs produisant des mutations. La preuve en est maintenant donnée, grâce aux beaux travaux de M. Blaringhem sur les Maïs, qui ont mis si bien en lumière le rôle des traumatismes.

En résumé, malgré les assauts violents qu'elle a subis, la théorie de la mutation reste debout; les variations qu'elle met en lumière se produisent en dehors de toute fécondation, et les forces externes ont une influence importante sur leur apparition.

J. COSTANTIN.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

BABCOCK (1918). — The rôle of factor mutations in evolution (*Americ. Naturalist, 52* : 116-128, février-mars 1918).

BABCOCK, ERNEST BROWN and ROY ELWOOD CLAUSEN (1918). — Genetics in relation to agriculture, New-York, 1918, Mc Graw-Hill Book Co, 675 p., 239 fig., 4 pl. colorées.

BARTLETT (1913). — Systematic Studies on *Œnothera III* (*Rhodora*, XV, 1913 : 81-85).

— (1915). — I. Additional evidence in *Œnothera* (*Bot. Gaz.*, LIX : 81-123, 17 fig., 1915).

— (1915). — II. Mass mutation in *Œ. pratincola* (*Bot. Gaz.*, LX : 425-456, 15 fig., 1915).

BATESON and SAUNDERS (Miss E. R.) (1902). — Reports to the Evolution Committee of the Royal Society, I, 1902.

BLARINGHEM (1907). — Mutations et traumatismes (*Bull. scient. de la France et de la Belgique*, 1907).

— (1910). — Amélioration des crus d'Orge de brasserie, 1910, Paris.

— (1910). — Les mutations de la Bourse-à-Pasteur (*Capsella Heegeri, C. Viguieri*) (*Bull. scient. de la France et de la Belgique*, 1910, 35 p., 10 fig., 1 pl.).

— (1911). — I. La notion d'espèce et la disjonction des hybrides, d'après Charles Naudin (*Progressus Rei botanicæ*, 1911, 91 p.).

— (1911). — II. Les transformations brusques des êtres vivants (*Bibl. de Phil. scientif.*, 1911).

COCKEREL (1915). — Variation of *Œnothera Hewetti* (*Science*, N. S., XLII, n° 1095 : 908-909, 1915).

DAHLGREN (1915). — Ein Kreuzungsversuch mit *Capsella Heegeri* (*Svensk. bot. Tidsk.*, IX : 397-400, 1915).

DAVIS (B. M.) (1909). — Pollen Development of *Œnothera grandiflora* (*Ann. of Bot.*, XXIII, 1909, 551).

— (B. M.) (1910). — I. The Reduction Divisions of *Œnothera biennis* (*Ann. of Bot.*, XXIV, 1910 : 631-651, pl. LII-LIII).

— (B. M.) (1910). — II. Notes on the behavior of certain hybrids of *Œnothera* in the first generation (*Americ. Natur.*, XLIV : 108-115, 1910).

Davis (B. M.) (1910, 1911). — I. Genetical Studies on *Œnothera*: I, II, III, Some hybrids of *Œ. biennis* and *Œ. grandiflora* that resemble *Œ. Lamarckiana* (*Amer. Nat.*, XLV, 1910, 518 : 108-115 ; XLV, 1911 : 193-233; XLVI : 377-427).

— (B. M.) (1911). — II. Some Hybrids of *Œnothera biennis* and *grandiflora* that resemble *Œ. Lamarckiana* (*Americ. Nat.*, XLV, 1911, p. 193).

— (B. M.) (1912). — I. Cytological Studies on *Œnothera* ; II. The Reduction Division of *Œ. biennis* (*Ann. of Bot.*, XXIV : 631-651) ; III. A Comparison of Reduction Division of *Œ. Lamarckiana* and *Œ. gigas* (*Ann. of Bot.*, XXV, 1912 : 941-974, pl. LXXI-LXXIII).

— (B. M.) (1912). — II. Was Lamarck's evening Primrose (*Œnothera Lamarckiana* Seringe) a form of *Œ. grandiflora* Solander? (*Bull. Torrey. Bot. Club*, *39* : 519-533, 3 pl.).

— (B. M.) (1913). — I. Mutations in *Œnothera biennis* L. ? (*Americ. Nat.*, XLVII : 116-128).

— (B. M.) (1913). — II. Genetical Studies on *Œnothera*, IV (*Americ. Nat.*, XLVII : 449-470, 547-571).

— (B. M.) (1913). — III. The Problem of the origin of *Œnothera Lamarckiana* de Vries (*N. Phytologist*, XII : 233-241, 1 pl.).

— (B. M.) (1913). — IV. A much desired *Œnothera* (*Plant World*, XVI : 145-153, 4 fig.).

— (B. M.) (1914). — I. Genetical Studies on *Œnothera*, V (*Zeitschr. f. ind. Abst. und Vererbungslehre*, XII : 169-205).

— (B. M.) (1914). — II. Parallel Mutations in *Œ. biennis* L. (*Americ. Nat.*, XLVIII : 498-501).

— (B. M.) (1915). — I. Professor de Vries on the probable origin of *Œ. Lamarckiana* (*American Naturalist*, XLIX : 59-64, 1915).

— (B. M.) (1915). — II. The test of a pure species of *Œnothera* (*Proceed. Amer. Phil. Soc.*, LIV : 226-245, 1915).

— (B. M.) (1915). — III. A method of obtaining complete germination of seeds in *Œnothera* and of recording the residue of sterile seddlike structures (*Proceed. nation. Acad. Sciences*, I, 5 : 360-363, 1915).

Gates (R. R.) (1907). — I. Hybridization and Germ-cells of *Œnothera* Mutants (*Bot. Gaz.*, XLIV, 1907 : 1-21).

— (R. R.) (1907). — II. Pollen Development in Hybrids of *Œ. lata* × *Œ. Lamarckiana* and its Relation to Mutation (*Bot. Gaz.*, XLIII, 1907: 81-115, pl. II-IV).

— (R. R.) (1908). — I. The Chromosomes of *Œnothera* (*Science*, XXVII : 1913-195).

— (R. R.) (1908). — II. A Study of Reduction in *Œnothera rubrinervis* (*Bot. Gaz.*, 1908, XLVI : 1-34).

— (R. R.) (1908). — III. Pollen Formation in *Œnothera gigas* (*Ann. of Bot.*, XXV : 909-940, pl. LXVII-LXX).

— (R. R.) (1909). — I. An analytical Key to some of the segregates of *Œnothera* (*Rep. Missouri. Bot. Gard.*, XX : 123-137).

— (R. R.) (1909). — II. The Mode of Chromosomes Reduction (*Bot. Gaz.*, 1911, LI : 321-44).

— (R. R.) (1909). — III. Apogamy in *Œnothera* (*Science*, N. S., XXX, 776 : 691-694).

— (R. R.) (1909). — IV. Studies of inheritance in the evening Primerose (*Chicago med. Record.*, 1909, 6 p.).

— (R. R.) (1909). — V. The Stature and Chromosomes of *Œ. gigas* de Vries (*Arch. f. Zellf.*, III, 4 : 525-552).

— (R. R.) (1909). — VI. Some Effects of tropical conditions to the deve-

lopment of certains english *Œnothera* (*Rep. british Ass. Adr. Sc. Winnipeg*, Sect. K : 677-678).

GATES (R. R.) (1910). — I. The material Basis of Mendelian phenomena (*Amer. Nat.*, XLIV : 203-213).

— (R. R.) (1910). — II. Abnormalities in *Œnothera* (*Rep. Missouri Bot. Gard.*, XXI : 175-184, 3 pl.).

— (R. R.) (1910). — III. The earliest Description of *Œ. Lamarckiana* (*Science N. S.*, XXXI : 425-426) (annotation du *Pinax* de Bauhin : 1623).

— (R. R.) (1910). — IV. Early historico-botanical Records of the *Œnothera* (*Proc. Jowa Ac. Sc.*, XVII : 85-124, 6 pl.).

— (R. R.) (1911). — I. The Behavior of the Chromosomes in *Œ. lata* × *Œ. gigas* (*Bot. Gaz.*, XLVIII : 179-199, pl. XII-XIV).

— (R. R.) (1911). — II. The Mode of Chromosome Reduction (*Bot. Gaz.*, LI : 321-344).

— (R. R.) (1911). — III. Mutation in *Œnothera* (*Americ. Nat.*, XLV, 577-606).

— (R. R.) (1911). — IV. Studies on the variability and heretability of pigmentation in *Œnothera* (*Zeitschr. f. ind. Abst. und Vererbungslehre*, IV : 327-372, pl. VI, fig. 5).

— (R. R.) (1912). — I. Pollen Formation in *Œ. gigas* (*Ann. of Bot.*, XXV, 1912 : 909-940, pl. LXVII-XCX).

— (R. R.) (1912). — II. The Onagraceous stem with internodes (*N. Phytologist*, XI : 50-53).

— (R. R.) (1912). — III. Parallel Mutations in *Œnothera biennis* (*Nature*, 1912, 659).

— (R. R.) (1912). — IV. Mutations in Plants (*Bot. Journ.*, 1912, 4 p., 1 fig.; *Bot. Mag.*, II, 4 : p. 84-87, 1 fig.).

— (R. R.) (1912). — V. Somatic Mitoses in *Œnothera* (*Ann. of Bot.*, XXVI, 1912, 993-1010).

— (R. R.) (1913). — I. A Contribution to a Knowledge of the mutating *Œnothera* (*Transact. Linn. Soc. Bot.*, 2e série, VIII, 1 : 1-67, pl. I-VI, 1913).

— (R. R.) (1913). — II. Tetraploid Mutants and Chromosomes Mechanisms (*Biologisches Centralblatt*, 1913, 92 : 114-150).

— (R. R.) (1913). — III. A new *Œnothera* (*Rhodora*, XV : 45-48, 2 pl.).

— (R. R.) (1913). — IV. The Mutations of *Œnothera* (*Nature*, XCI, 647-648).

— (R. R.) (1913). — V. Recent Papers on *Œnothera* Mutations (*N. Phytologist*, XII : 290-302).

— et THOMAS (Miss) (1914). — I. Cytology of *Œ. lata* and *semilata* (*Quaterl. Journ. of Microsc. Sc.*, LIX, 523 ; *British Ass. Adv. Sc.*, 83 rep., 716).

— (R. R.) (1914). — II. Breeding Experiments which show that Hybridisation and Mutation are independant Phenomena (*Zeitschr. f. ind. Abst. und Vererbbungslehre*, XI : 209-279).

— (R. R.) (1914). — III. Evidence which shows that Mutation and Mendelian splitting are different processes (*Rep. british Ass. Adv. Sc.*, Birmingham 1913, London 1914 : 716-717).

— (R. R.) (1914). — IV. On the apparent Absence of apogamy in *Œnothera* (*Science*, XXXIX : 37-38).

— (R. R.) (1915). — I. Mutation Factor in Evolution, London, 1915.

— (R. R.) (1915). — II. On the nature of mutations (*Journ. of Heredity*, VI : 99-108, 1915).

GEERTS (F. M.) (1907). — Ueber die Zahl der Chromosomen von *Œ. Lamarckiana* (*Ber. d. deutsch. bot. Ges.*, XXV : 191-195, pl. VI).

— (F. M.) (1908). — Beiträge zur Kenntnis der cytologischen Entwick-

lung von *Œ. Lamarckiana* (*Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch.* XXVI 608-614).

GEERTS (F. M.) (1909). — Beiträge zur Kenntnis der Cytologie und der partiellen Sterilität von *Œnothera Lamarckiana* (Dissert. — *Recueil des trav. bot. néerlandais*, 1909, 5 : 93-208).

GOLDSCHMIDT (1912). — Merogonie der *Œnothera* bastarde und die doppelreziproken Bastarde von de Vries (*Arch. f. Zellfors*, IX, 1912 : 331-344).

GREGORY (R. P.) (1909). — I. On the Inheritance of certain Characters in *Primula sinensis* (*Report British Ass. Leicester*, 1907 : 691-692).

— (1909). — II. Notes on the histology of the giant and ordinary forms of *Primula sinensis* (*Proc. Cambridge Phil. Soc.*, 1909, 15, III : 239-246, pl. XVIII).

HAYES (1913). — Tobacco mutations (*Journ. of Heredity*, VI : 73-78, 1913).

HENRI (Mme VICTOR) (1914). — I. Étude sur l'action métabiotique des rayons ultra-violets. Production de formes de mutation de la bactéridie charbonneuse (*Comptes Rendus de l'Acad. des Sciences*, t. CLVIII : 1032, 1914).

— (Mme VICTOR) (1914). — II. Étude sur l'action métabiotique des rayons ultra-violets. Modification des caractères morphologiques et biochimiques de la Bactéridie charbonneuse. Hérédité des caractères acquis (*Comptes Rendus de l'Acad. des Sciences*, t. CLIX : 340, 1914).

— (Mme VICTOR) (1914). — III. Étude sur l'action métabiotique des rayons ultra-violets. Théorie de la production de formes microbiennes nouvelles par l'action sur différentes fonctions nutritives (*Comptes Rendus de l'Acad. des Sciences*, t. CLIX : 413, 1914).

HUNGER (1911). — *Œnothera Lamarckiana* sous les tropiques (*Ann. Jard. bot. de Buitenzorg*, 2e série, t. XII). — Over een mutatieproef met *Œnothera Lamarckiana* in den tropen (Hand. XV, *Vlaamsch. Nat. en Geneesk Congr.*, 1911 : 86-88).

ISHIKAWA (1918). — Studies on the Embryosac and the Fertilization in *Œnothera* (*Ann. of Bot.*, XXXII, no CXXVI, avril 1918 : 279-317).

KEEBLE. — Gigantism in *Primula sinensis* (*Journ. Genetics*, II : 163-188, pl. XI, fig. 5).

KLEIN (1913). — Ueber die sogenannte Mutation und die Veränderlichkeit des Gärvermogens bei Bakterien (Bonn, 34 p., 1913).

LECLERC DU SABLON. — Sur la théorie des mutations périodiques (*Comptes Rendus de l'Acad. des Sciences*, 1910, 25 juillet, t. CLI, p. 330-332).

LOTZY (1912). — Versuche über Artbastarde und Betrachtungen über die Möglichkeit einer Evolution trotz Artbeständigkeit, V Mitt. (*Zeitschr. f. ind. Abst. und Vererbungslehre.* IV : 325-332, 1912).

— (1913). — I. Hybrides entre espèces d'*Antirrihnum* (*Rapp. IVe Conf. intern. Génét.*, 416-428).

— (1913). — II. Fortschritte unserer Anschauungen über Descendenz seit Darwin und der jetzige Standpunkt der Frage (*Progress. rei bot.*, IV : 361-388, 1913).

— (1916). — Evolution by Means of Hybridization. The Hague, Martinus Nijhoff, 1916.

LUTZ (ANNE-M.) (1909). — Notes on the first generation hybrid of *Œnothera lata* ♀ × *Œ. gigas* ♂ (*Science*, 12 févr. 1909, 263-267).

LUTZ (Miss). — A preliminary note on the Chromosomes of *Œnothera Lamarckiana* and one of its mutants *Œnothera gigas* (*Science*, N. S., 26, p. 151).

— (Miss). — Triploid mutants in *Œnothera* (*Biologisches Centralblatt*, 32 : 385-435, fig. 5).

MAC DOUGAL, VAIL and SHULL. — Mutations, Variations and Relationships of the *Œnothera* (*Carnegie Inst. Publ.*, 81, 1907).

Mac Dougal (1903). — Mutation in Plants (*The American Naturalist*, 1903, 769).

Marchal (El. et Em.) (1907). — I. Aposporie et sexualité chez les Mousses (*Bull. de l'Acad. royale de Belgique, Classe des sciences*, 1907, nº 7).

— (El. et Em.) (1909). — II, nº 12, 1909.

— (El. et Em.) (1911). — III, nºˢ 9-10, 1911.

— (Em.) (1912). — Recherches cytologiques sur le genre *Amblystegium* (*Bull. de la Société royale de Botanique de Belgique*, t. LI, 1912; 2ᵉ série, t. I, *vol. jubilaire*).

Nilsson (Héribert) (1909). — *Œnothera gigas* framg angen som mutation Sverige (*Botaniska Notiser*, 1909 : 97-99). — Die Variabilität der *Œnothera Lamarckiana* und das Problem der Mutation (*Zeitschr. f. ind Abst. und Vererbungslehre*, VIII : 89-231, pl. III-V).

Nilsson (Héribert) (1915). — Eliminierung der positiven Homozygoten bezüglich der Rotnervigkeit bei *Œnothera Lamarckiana* (*Botaniska Notiser*, 1915 : 23-25).

Prowazek (1905). — Ueber den Erreger der Kohlhernie, *Plasmodiophora Brassicæ*. Wor. und die Einschlüsse in den Carcinomzelles (*Arb. auf dem kais. Gesundheitsamte*, Bd. XXII, 1905, p. 405).

Renner. — Befruchtung und Embryobildung bei *Œ. Lamarckiana* und einigen verwandten Arten (*Flora*, CVII, 1914 : 115-150).

Ridley. — On Endemism and the Mutation Theory (*Ann. of Bot.*, XXX, 1916 : 551-574).

Schouten. — Mutabiliteit en Variabiliteit Groningen 1908 (*Ref. Bot. Centralbl.*, CVIII, 1908, 246).

Stomps (1912). — Die Entstehung von *Œnothera gigas* de Vries (*Ber. d. deutsch. bot. Gesells ch.*, XXX: 406-416). — Mutation bei *Œnothera biennis* (*Biolog. Centralblatt*, 1912, 32 : 521-535, pl. I, fig. 1).

— (1913). — Das *Cruciata* Merkmal (*Ber. d. deutsch. bot. Gesells ch.*, XXXI : 166-172).

— (1914). — Parallele Mutationen bei *Œ. biennis* (*Ber. d. deutsch. bot. Gesells ch.*, XXXII, 179-188) (*Americ. Nat.*, XLVIII, 494-497).

— (1916). — Ueber den Zusammenhang zwischen Statur und Chromosomenzahl bei den Œnotheren (*Biol. Centralbl.*, XXXVI, 4 : 129-160, 1916).

Tischler. — Untersuchungen über die Entwicklung des Bananen-Pollens, I (*Arch. f. Zellforsch.*, V : 622-670).

Vernon (H. M.). — Variations in Animals and Plants, 1903.

Vries (Hugo de) (1908). — Ueber die Zwillingsbastar de von *Œ. nanella* (*Berich. d. deutsch. bot. Gesells ch.*, XXVI*a*: 667-676).

— (Hugo de) (1909). — I. Bastarde von *Œ. gigas* (*Berich. d. deutsch., bot. Gesells.*, XXVI, 10 : 754-762, 1909).

— (Hugo de) (1909). — II. On triple hybrids (*Bot. Gazette*, XLVII: 1-8, 1909).

— (1909-1910). — I. The Mutation Theory, Chicago, 1909-1910 (*Translated by Farmer and Darbyshire*, 2 vol. : I, Origin of species by mutation).

— (Hugo de) (1910). — II. The production of horticultural Varieties (*Journ. r. hortic. Soc.*, XXXV, 3 : 321-326).

— (Hugo de) (1911). — I. Ueber doppeltreziproke Bastarde von *Œnothera biennis* L. und *Œ. muricata* L. (*Biolog. Centralbl.*, XXXI, 1911, 97).

— (Hugo de) (1911). — II. *Œnothera nanella*, healthy and disease (*Science*, N. S., *35*, 753).

— (Hugo de) (1912). — Die Mutationen in der Erblichkeitslehre 1912, Berlin, 42 p.

— (Hugo de) (1913). — I. Gruppenweise Artenbildung unter spezieller

Berucksichtigung der Gattung *Œnothera*, Berlin, 1913, 365 pages, 121 fig., 22 pl., Bornträger.

VRIES (HUGO DE) (1913). — II. Soorten en varieteiten. Hoe zy ontstaan door mutatie, Harlem, 1913, XVI, 534 p., Tjeenk Willink and Zoon.

— (HUGO DE) (1914). — The probable origin of *Œ. Lamarckiana* Ser. (*Bot. Gaz.*, LVII : 345-361, pl. XVII-XIX, mai 1914).

— (HUGO DE) (1915). — I. *Œnothera gigas nanella*, a mendelian mutant (*Bot. Gaz.*, LX : 337-345, 1915).

— (HUGO DE) (1915). — II. The coefficient of mutation in *Œnothera biennis* (*Bot. Gaz.*, LIX : 169-195, 1915).

— (HUGO DE) (1915). — III. Ueber amphiklin Bastarde (*Berich. deutsch. bot. Gesellsch.*, nov. 1915).

— (HUGO DE) (1914). — L'*Œnothera grandiflora* de l'herbier Lamarck (*Rev. gén. Bot.*, XXV *bis* : 151-166, 1 fig.).

— (HUGO DE) (1916). — I. Croisements et Mutations (*Scientia, Rivista di scienza*, XX, 10e année, 1916, n° LIII-9, sept. 1916).

— (HUGO DE) (1916). — II. The Origin by Mutation of the endemic plants of Ceylan (*Science*, N. S., vol. XLIII, n° 1118, p. 785-787, 2 juin 1916).

— (HUGO DE) (1916). — III. L'évolution des êtres organisés par sauts brusques (*Scientia, Rivista di scienza*, 1916, n° XLV, janv., p. 28).

— (HUGO DE) (1916). — IV. Croisements et Mutations (*Scientia, Rivista di scienza*, 1916, sept., n° LIII-9).

— (HUGO DE) (1916). — V. Ueber die Abhängigkeit der Mutationskoeffizienten von äusseren Einflüssen (*Ber. deutsch. Bot. Gesellsch.*, XXXIV : 2-7, 1916).

— (HUGO DE) (1916). — VI. Gute, harte und leere Samen von *Œnothera* (*Zeitschr. f. ind. Abst. Vererbungslehre*, XVI, 3-4 : 239-292, 1916).

— (HUGO DE) (1918). — I. Mass Mutations and twin hybrids of *Œnothera grandiflora* Ait (*Bot. Gaz.*, *65* : 377-422, mai 1918).

— (HUGO DE) (1918). — II. Mass Mutation in Zeamays (*Science*, N. S., *47* : 465-647, 10 mai 1918).

— (HUGO DE) (1918). — III. Mutations of *Œnothera suaveolens* Desf. (*Genetics*, *3* : 1-26, janv. 1918).

— (HUGO DE) (1918). — IV. Die Grundlinien der Mutationslehre (*Die Naturwissenschaften*, IV : 593-598, 1918).

— (HUGO DE) (1918). — V. Van Amœbe tot Meusch (De l'Amibe à l'Homme). Utrecht, 1918.

VUILLEMIN. — La périodicité des caractères spécifiques (*Bull. Soc. sc. Nancy*, série 3, XIII : 179-218, fig. 1-3, 1912). — Variation périodique des caractères spécifiques (*Comptes Rendus de l'Acad. des Sciences*, Paris, CLV : 918-921).

— La Pélorie et les anomalies connexes d'origine gamogemmique (*suites*) (*Ann. Sc. nat.*; 9e série, Bot., XVI : 193-274, 5 pl.).

WETTSTEIN. — Ueber zwei bemerkenswerte Mutationem bei europäischen Alpenpflanzen (*Zeitschr. f. ind. Abst. und. Vererbungslehre*, 1909, I, 189-194).

WILLIS (J. C.). — The Endemic Flora of Ceylon with Reference to geographical Distribution and Evolution in General (*Phil. Trans. Roy. Soc. London*, série B, vol. CCVI : 307-342 ; *Ann. of Bot.*, XXX, 1916, p. 1).

ZEYLISTRA. — On the cause of Dimorphism in *Œnotherella nanella* (*Proceed. Kon. Ak. Wet. Amsterdam*, *13* : 688).

— *Œnothera nanella* de Vries. Eine krankhafte Pflanzenarten (*Biolog. Centralbl. 31* : 129-138).

II

TRAVAUX RÉCENTS

SUR

LES THALLOPHYTES

Une des découvertes qui, dans ces derniers temps, a le plus marqué dans le domaine des Algues est celle de M. Sauvageau sur les Laminaires. Il était très singulier que ces végétaux si répandus, atteignant une si grande taille, fussent si incomplètement connus, car on n'avait décrit, jusque dans ces dernières années, que les zoosporanges (Thuret, 1850) se formant d'ordinaire sur la ligne médiane du limbe. En 1910 (1), M. Drew commença à employer une nouvelle méthode d'investigation, celle des cultures faites au laboratoire de Plymouth (Manche) : une technique inédite entraîne, en général, dès qu'elle est appliquée, des découvertes intéressantes ; ce n'est cependant pas ce qui s'est produit au début. M. Drew crut observer une conjugaison entre les éléments mobiles, biciliés, qui avaient été jusqu'alors regardés comme des zoospores. En réalité, il s'était produit une confusion entre les éléments mobiles précédents (qui sont bien des zoospores) et des monades (Williams). M. Drew avait cependant bien vu la suite du développement et la formation d'un petit thalle filamenteux (2) en forme de chaîne. Ce filament a d'ailleurs été obtenu par la germination des zoospores par M. Williams. M. Killian a également signalé la présence d'un petit *protonema* dans l'évolution de la Laminaire. M. Drew avait vu sur le filament certaines

(1) M. Yendo (en 1911) faisait remarquer que, sans une hybridation, il ne comprendrait pas son *Hirome undarioides* (exactement intermédiaire entre l'*Undaria pinnatifida* et le *Laminaria radicosa*).

(2) M. Yendo (1911) a vu les *Costaria Turneri*, *Undaria pinnatifida* et *Laminaria* sp. débuter par des filaments confervoïdes.

cellules s'ouvrir et de l'intérieur sortir une petite plantule; il regardait ceci comme l'appareil asexué. En réalité, c'était juste l'inverse. C'est ce que M. Sauvageau a établi avec beaucoup de maîtrise, d'abord pour le *Saccorhiza bulbosa* (1915), puis pour les *Laminaria flexicaulis* et *saccharina* (avril 1916), enfin pour l'*Alaria esculenta* (mai 1916). Il y a des variantes dans ces trois types; mais, dans les trois cas, il se produit deux sortes de thalles à la suite de la germination des zoospores : des thalles mâles et des thalles femelles. Ces thalles filamenteux sexués sont très petits, et ils peuvent très bien être pris pour des végétations adventices, de sorte que l'on peut être tenté de croire qu'il s'est glissé une impureté dans la culture. M. Drew comme M. Killian ont bien compris ce danger, et ils ont cru y remédier en employant comme liquide de culture de l'eau stérilisée par la chaleur, rendue nutritive par la solution Allen et Nelson (employée pour la culture des Diatomées). M. Sauvageau a renoncé à cette méthode, qui paraît assurer des garanties, mais qui a évidemment l'inconvénient de créer pour la culture des conditions qui s'éloignent de celles de la nature et qui favorisent le développement des Diatomées, qui se multiplient toujours trop. Faudra-t-il toujours abandonner cette pratique de purification? Il est assez difficile de se prononcer sur ce point; il est certain qu'un milieu absolument stérile (1) constitue un avantage énorme, mais on n'entrevoit pas actuellement qu'on puisse réaliser des pareilles conditions culturales pour les Algues comme pour les Champignons. Il faut toujours un temps long pour les essais algologiques, et les petits animaux microscopiques peuvent pulluler; ce sont eux, évidemment, qui ont été la cause de la confusion faite par M. Drew avec les monades. M. Sauvageau s'est contenté de prélever les parties à zoospores destinées au semis en des points où les Ectocarpées, les épiphytes, n'étaient pas visibles, et il a aussi évité ainsi une cause d'erreur fondamentale. Ce qui a permis à M. Sauvageau

(1) Les résultats obtenus par M. Drew et M. Killian montrent que la stérilisation de l'eau ou sa filtration sur porcelaine est inefficace, donc inutile; il est illusoire, au moins pour le moment, de vouloir appliquer les méthodes bactériologiques aux plantes marines à développement si lent.

de franchir sans encombre ce pas difficile, c'est son expérience très grande de la vie végétale de la mer. Il fut frappé de l'apparition d'une petite Algue brune, filamenteuse, qui lui était inconnue. Il a pu d'ailleurs lever ses doutes en voyant des zoospores germer dans un zoosporange (de *Saccorhiza*). C'était le petit thalle mâle qui se trouvait ainsi découvert. Malheureusement, cette petite plante rameuse produit bien des anthéridies, mais dont on n'a pas vu la déhiscence (1) ; il s'agit cependant bien d'organismes mobiles, car on y voit deux cils latéraux, et la ressemblance avec les anthérozoïdes de *Cystoseira* est manifeste. Le thalle femelle dans le cas du *Saccorhiza* est, pour ainsi dire, réduit à rien, et il a fallu beaucoup de sagacité pour interpréter ce cas difficile, qui s'est éclairci beaucoup à la suite d'expériences culturales sur les Laminaires et les *Alaria*, car là il y a des thalles femelles. Dans le cas du *Saccorhiza*, l'oosphère est fournie par l'embryospore et n'est autre chose que la masse protoplasmique qui s'échappe de la zoospore et qui se prépare à l'acte de la fécondation (2). Un mode d'émission d'oosphère analogue se retrouve dans les *Alaria* et les Laminaires [les bords de l'oogone se rejoignent en un plancher et col épais dans ce dernier genre ; il n'y a pas de col à l'oogone dans l'*Alaria* (3)]. Il y a évidemment encore un certain nombre de points importants à élucider pour compléter la démonstration de ces phénomènes sexuels : 1° observation de l'anthérozoïde en mouvement ; 2° observation de l'acte de la fusion des gamètes. C'est justement ce qu'il y a de particulièrement curieux dans cette étude de M. Sauvageau, c'est qu'il est arrivé à la certitude, et qu'il a su communiquer aux autres sa confiance sur la réalité de l'existence d'un phénomène qu'il n'a pas pu observer. C'est un cas où ce qu'il

(1) Tout récemment, dans les *Mémoires de l'Académie des sciences* (t. LVI, 2e série, p. 1 à 240, 85 fig., parus le 12 mai 1919), M. Sauvageau écrivait : « Je n'ai pas vu avec certitude les anthérozoïdes isolés ; on conçoit d'ailleurs que l'observation d'organes aussi petits présente certaines difficultés, et je n'ai pas recherché si l'ébauche s'effectue en dehors des heures habituelles d'étude.

(2) La zoospore doit subir au moins une division avant de fournir l'oogone. « Il est possible, dit M. Sauvageau, que ceci soit nécessité par une division chromatique et que cette division nucléaire de l'embryospore remplace celle qui, chez le *S. bulbosa*, se ferait dans le sporange » (*Mém. Acad. sc.*, t. LVI, p. 4).

(3) Résultats confirmés par M. Kylin (en 1916, pour le *Laminaria digitata*).

y a d'incomplet dans un travail a permis de révéler la judicieuse perspicacité de l'observateur, qui paraît bien fondée.

Il est indispensable d'ajouter quelques remarques sur la méthode de culture employée par M. Sauvageau, et cela pour plusieurs raisons : parce que cette technique peut conduire à l'observation de faits intéressants (notamment pour la physiologie : mouvements des chromatophores, 1917 ; pour la morphologie : glandes à mucilages ou cellules de Yendo), mais surtout parce que la culture des Algues est tout à fait à l'ordre du jour, à cause des entreprises agricoles remarquables des Japonais et aussi à cause des grands efforts qui ont été faits pendant cette guerre, grâce à l'initiative de M. l'intendant militaire Adrian, grâce aux recherches de M. le professeur Lapicque, et tout récemment à celles de MM. Sauvageau et Louis Moreau en vue de l'emploi des Algues marines pour l'alimentation des Chevaux (1).

La technique suivie par M. Sauvageau est très simple ; il n'ajoutait aucun produit chimique à l'eau de mer que lui fournissait la Société scientifique d'Arcachon. Les cultures n'étaient pas pures, en ce sens qu'elles pouvaient renfermer des Protozoaires et des Diatomées, mais jamais aucune autre espèce d'Algue, car les fragments de sores servant à l'ensemencement étaient choisis avec beaucoup de soin. Des cultures minuscules ont été faites soit en verre de montre, soit en cellules van Tieghem. Ces dernières étaient modifiées en faisant germer les zoospores sur la lame et non sur la lamelle ; cette dernière était fixée avec de la vaseline, et elle touchait à la gouttelette liquide : l'évaporation de la goutte était ainsi insignifiante.

Ce sont là des renseignements intéressants qui guideront ceux qui tenteront dans l'avenir d'utiliser pour l'agriculture marine les grandes Algues de nos côtes. En s'engageant résolument dans cette voie nouvelle, on exploiterait un domaine immense qui est resté jusqu'ici presque sans

(1) Conception qui est née de la récolte déficitaire de l'Avoine, ce qui a créé une situation grave au point de vue de la cavalerie, surtout en 1918, pendant la période la plus critique et la plus décisive de cette guerre, qui vient de se terminer.

emploi. Il est possible que, prochainement, on arrive à créer des cultures nouvelles, et que des industries inconnues jettent sur les marchés de l'Europe et du Nouveau Monde des produits ignorés jusqu'ici, susceptibles de devenir l'objet d'un important commerce. On a vu quelque chose de cette nature se manifester, en France, quand, au commencement du XIX[e] siècle, on a eu l'idée de tenter la culture du Champignon de couche dans les carrières de pierre à bâtir et dans les anciennes catacombes qui sillonnaient le sous-sol parisien. En exploitant ces longs conduits souterrains, on a créé de toutes pièces une industrie extrêmement puissante, qui est devenue à la fin du siècle une des caractéristiques agricoles de la région de Paris. Dans le cas de la mise en culture des rivages de la mer, comme dans l'utilisation des immenses carrières à Champignon, on doit augmenter nécessairement la richesse mondiale, car on ne nuira en rien aux vieilles cultures des plantes terrestres et aériennes qui s'étendent sur nos plaines.

En Extrême-Orient (îles Hawaï, Japon), on a su découvrir ainsi les richesses de la mer, et même les Algues dans ces contrées (surtout aux Hawaï) constituent une des ressources alimentaires fondamentales des indigènes (1). Non seulement ils exploitent les espèces rejetées à la côte par les tempêtes, mais des barques nombreuses de pêcheurs vont récolter à une certaine distance du bord les espèces intéressantes, fixées aux rochers, en les arrachant à l'aide de gaffes. Aussi les Laminaires (*Kombu*), les *Gloiopeltis* (Cryptonémiée appelée *Funori*), les *Gelidium* (*Kantem*) sont-ils l'objet d'une exploitation industrielle extrêmement développée au Japon. Mais ce qu'il y a surtout à retenir, c'est que le *Porphyra tenera* (*Asakusa-nori*, *Amanori*) est l'objet d'une culture et d'une consommation extensive et très intéressante au Japon (2). Nous n'avons rien

(1) L'importance de la récolte des Algues est telle aux îles Hawaï qu'avant 1819 les femmes n'avaient pas le droit de se nourrir d'autre chose que des Algues de la mer. Les autres aliments étaient réservés aux hommes et aux guerriers.

(2) Entre autres applications alimentaires des *Porphyra*, on peut citer les Sushi, qui constituent des espèces de cylindres en forme de saucisse composés d'Algue, de Poisson, de légumes et de Riz qui sont vendus partout au Japon

de tel en Europe. Les règles de cette culture, qui se fait sur des fascines de bambous, ont été trouvées avec précision, et même la méthode Hirano a réalisé, de 1880 à 1903, des progrès notables à ce point de vue. En exposant les Algues au début de leur existence aux vifs courants, on a contribué peut-être à rendre moins redoutables les ennemis de ces Floridées agricoles. Parmi ces derniers, les Japonais ont décrit ce qu'ils appellent *Séi*, qui est un *Balanus* (Cirrhipède), les *Dota* (un *Synedra*, Diatomée), les *Ao-a* (*Ulva lactuca*), l'*Awo-nori* (l'*Enteromorpha compressa*). Ce simple exposé montre tout ce qu'il y a de nouveau et d'original dans ces entreprises d'agriculture marine de l'Extrême-Orient.

Évidemment, nous avons à chercher dans cette voie, et les travaux de M. Sauvageau guideront ceux qui voudront explorer ce domaine inexploité. Il ne suffira pas d'ailleurs de réussir dans cette entreprise culturale, il faudra encore familiariser les populations occidentales avec les utilisations multiples alimentaires ou industrielles des Algues. Pour l'accoutumance de notre estomac, l'expérience qui a été faite par MM. Sauvageau et L. Moreau sur le cheval est tout à fait suggestive. Les Laminaires (*L. flexicaulis*), déminéralisées en partie par l'eau acidulée à l'acide chlorhydrique, étaient soigneusement mélangées au son. Sur 314 chevaux, 3 seulement ont accepté cet aliment ; les autres le refusaient ou le rejetaient après avoir commencé à le mastiquer. La crise alimentaire résultant du déficit de l'Avoine sévissant en 1918, c'est sur l'initiative de la Direction des Inventions que ces expériences ont été conduites à Paris au Muséum par M. Lapicque et à Bordeaux par MM. Sauvageau et L. Moreau. Les animaux affamés devant un aliment qui leur déplaisait non seulement ne l'ingéraient pas, mais trouvaient le moyen de le trier avec une surprenante habileté dans leur mangeoire pour ne consommer que le son, en laissant la Laminaire. Soumis à une diète hydrique, un animal, qui

notamment dans les gares, et les marchands de Sushi tiennent la place des marchands de pommes de terre frites, à Paris (Voir, dans le curieux roman de Tokutomi Kenjiro, *Plutôt la mort*, traduit du japonais par Olivier le Paladies, 1909, le chapitre « La cueillette des Fougères »).

avait ainsi révélé sa répugnance et son intelligence fut contraint de manger trois fois par jour les poignées de Laminaires qu'on lui présentait aux heures habituelles de son repas. Il finit par s'y accoutumer. Son estomac subit le même apprentissage. Au début, l'aliment nouveau se retrouva dans le crottin, mais bientôt il fut digéré, et l'animal prospéra et augmenta de poids. Ce résultat avait été prévu et entrevu par l'inspecteur Adrian, qui avait, par l'analyse des Laminaires, mis en lumière une identité de composition avec l'Avoine. Il y a donc là un aliment qui peut remplacer l'Avoine si cette plante vient à manquer. Il semble que le problème, qui a été ainsi accidentellement résolu pour l'alimentation de notre cavalerie, pourrait être posé pour l'estomac humain. Il y aurait une accoutumance à étudier et peut-être une question pratique intéressante à résoudre.

J. COSTANTIN.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

ADRIAN (1918). — Sur l'emploi de certaines Algues marines à l'alimentation des Chevaux (*Comptes rendus de l'Ac. des Sc.*, 7 janv. 1918, p. 54).

DAVIDSON (1906). — Seaweed industry of Japan (*Bull. imp. Institut*, IV, 1906 : p. 125).

DREW (G. H.) (1910). — The reproduction and early development of *Laminaria digitata* and *L. saccharina* (*Ann. of Bot.*, vol. XXIV, p. 177-190).

GLŒSS (1916). — *Moniteur scientifique de Quesneville*, mai, août, octobre 1916.

KILLIAN (K.) (1911). — Beiträge zur Kenntniss des Laminarien (*Zeitschr. f. Bot.*, III, 32 fig.).

KUCKUCK (P.) (1912). — Die Fortpflanzung der Phæosporeen (*Beiträge zur Kenntniss der Meeresalgen*, n° 11 ; *Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen*, Neue Folge, t. V, Oldenburg, 1912).

KYLIN (H.) (1916). — Ueber den Generationswechsel bei *Laminaria digitata* (*Svensk. Bot. Tids.*, t. X, Stockholm).

LAPICQUE (1918). — Emploi des Algues marines pour l'alimentation des Chevaux (*Bull. du Muséum d'hist. nat.*, 1918, n° 7, décembre, p. 550 ; *Comptes rendus de l'Ac. des Sc.*, t. CLXVII, 1918, p. 54).

NAMI KAWA (1906). — Fresh water Algæ as an Article of Human Food (*Bull. Coll. Agr. Tokyo*, VII, 1906 : 123).

PÉCHOUTRE (F.) (1916). — La sexualité hétérogamique des Laminaires et la reproduction des Algues phéosporées (*Rev. gén. des Sc.*, numéros des 30 novembre et 15 décembre 1916).

PERROT et GATIN (1911). — Algues alimentaires d'Extrême-Orient (*Bull. Sc. pharmacol.*, 1911, XVIII; *Ann. Inst. océanogr.*, 1911).

SAUVAGEAU (C.) (1915). — I. Sur le développement et la biologie d'une Laminaire (*Saccorhiza bulbosa*) (*Comptes rendus de l'Ac. des Sc.*, t. CLX, 22 mars 1915, p. 445).

— (1915). — II. Sur les débuts du développement d'une Laminaire (*Saccorhiza bulbosa*) (*Comptes rendus de l'Ac. des Sc.*, t. CLXI, 13 décembre 1915 : p. 740).

— (1915). — III. Sur la sexualité hétérogamique d'une Laminaire (*Saccorhiza bulbosa*) (*Comptes rendus de l'Ac. des Sc.*, t. CLXI, 20 décembre 1915 : p. 796).

— (1916). — I. Sur les gamétophytes de deux Laminaires (*Laminaria flexicaulis* et *L. saccharina*) (*Comptes rendus de l'Ac. des Sc.*, t. CLXII 17 avril 1916 : p. 601).

— (1916). — II. Sur la sexualité hétérogamique d'une Laminaire (*Alaria esculenta*) (*Comptes rendus de l'Ac. des Sc.*, t. CLXII, 29 mai 1916 : p. 840).

— (1916). — Sur les glandes à mucilage de certaines Laminaires (*Comptes rendus de l'Ac. des Sc.*, t. CLXII, p. 921).

— (1916). — II. Sur les variations biologiques d'une Laminaire (*Saccorhiza bulbosa*) (*Comptes rendus de l'Ac. des Sc.*, t. CLXIII, p. 396).

— (1916). — Sur les plantules de quelques Laminaires (*Comptes rendus de l'Ac. des Sc.*, t. CLXIII, p. 526).

— (1916). — Sur une Laminaire nouvelle pour les côtes de France (*Laminaria Lejolisii* Sauv.) (*Comptes rendus de l'Ac. des Sc.*, t. CLXIII, p. 714).

— (1917). — Sur un nouveau type d'alternance des générations chez les Algues brunes (*Dictyosiphon fœniculaceus*) (*Comptes rendus de l'Ac. des Sc.*, t. CLXIV, p. 829).

— (1917). — Sur le mouvement propre des chromatophores (*Comptes rendus de l'Ac. des Sc.*, t. CLXV, p. 158).

— (1918-1919). — Recherches sur les Laminaires des côtes de France (*Mém. de l'Ac. des Sc.*, t. LVI, 2e sér.; p. 1-240, 85 fig., paru le 22 mai 1919).

— et MOREAU (LOUIS) (1919). — Sur l'alimentation du Cheval par les Algues marines (*C. R. de l'Ac. des Sc.*, t. CLXVIII, 1919, 23 juin, p. 1257).

SETCHELL (1905). — Limu Algue d'usage cérémonial des Hawaïens (*Univ. California Publ.*, 1905 : 23 p.).

— (W. A.) (1912). — The kelps of the United States and Alaska (Fertilizer resources of the United States. Senate Documents, nº 190, Washington, 1912).

SMITH (1904). — Seawed Industries (*Bull. Bur. Fish.*, Washington, t. XXIV, 1904 : p. 133-181, 5 pl.).

THURET (G.) (1850). — Recherches sur les zoospores des Algues et les anthéridies des Cryptogames (*Ann. Sc. nat. bot.*, 1850, t. III).

WILLIAMS (J. L.) (1913). — The zoospores of the Laminariceæ and their germination (*Rep. 82 brit. Ass. Dundee*, 1912).

YENDO (K.) (1911). — The developpment of *Costaria*, *Undaria* and *Laminaria* (*Ann. of Bot.*, t. XXV).

III

PHYSIOLOGIE DE L'ANTHOCYANE

ET

CHIMIE DE LA CHLOROPHYLLE

Le problème du rougissement des feuilles et de la pigmentation des fleurs est lié à l'étude des glucosides. Les pigments glucosidiques rouges, violets et bleus se placent d'ailleurs à côté des pigments glucosidiques jaunes pyroniques, comme la rutine (du *Sophora*), la scutellarine (des Labiées) et la robinine (du Robinier Faux-Acacia).

Une expérience de grande portée de M. Raoul Combes a établi, en 1913, que la Vigne vierge verte renferme un pigment pyronique jaune que l'on peut isoler à l'état d'aiguilles jaune brun. Cette substance donne avec l'acétate neutre de plomb un précipité jaune clair. En dissolvant cette matière jaune (flavone, phenyl-benzo-γ-pyrone) dans l'alcool, en acidifiant par l'acide chlorhydrique, puis en traitant par l'amalgame de sodium qui produit de l'hydrogène naissant, le liquide prend progressivement une coloration rose violacé, puis devient rouge de plus en plus foncé. Filtrée, neutralisée, la liqueur fournit, par évaporation, une substance rouge pourpre qui a été identifiée avec l'anthocyane naturelle (donnant avec l'acétate neutre de plomb une combinaison verte).

Ce résultat si net a été confirmé par l'opération inverse : en oxydant l'anthocyane par l'eau oxygénée, on peut faire réapparaître le pigment jaune flavonique.

De pareilles recherches mettent donc en lumière, dans un cas particulier, le rôle important que jouent les glucosides dans la vie du végétal. On conçoit que de tels résultats aient incité M. Combes à entreprendre une vaste enquête sur les

glucosides et sur leur rôle physiologique, en particulier dans le cas de la culture des plantes supérieures.

Pour aborder le problème de l'absorption des glucosides sur lequel M. Combes a porté ses efforts, une technique de culture en milieu aseptique devait être précieuse (1912). Ce qu'il y a d'original dans celle inventée par l'auteur, c'est de faire commencer la germination des plantes sur lesquelles il expérimente en milieu rigoureusement aseptique au début ; puis, en fin d'expérience, les tiges découvertes en enlevant le capuchon de verre qui les couvre, de manière que l'évolution des organes aériens s'achève à l'air libre, les racines continuent à croître en milieu stérilisé. Cet appareil est ingénieux, et il a mérité d'être cité avec éloge dans les traités les plus récents de technique physiologique.

Parmi les glucosides étudiés au poins de vue de l'absorption, on peut citer la saponine du Gypsophile, l'agrostemmasaponine de la Nielle des Blés (*Agrostemma*), enfin l'amygdaline. Leur action est le plus souvent nocive sur les racines de la plupart des plantes, se trahissant par une chute précoce des poils radicaux, par des plissements superficiels de l'organe, par un rabougrissement et un aspect coralloïde des appareils souterrains, par une diminution de la substance sèche. Il est remarquable de constater que la Nielle résiste à l'action de doses d'agrostemmasaponine bien supérieures à celles qui nuisent au Pois. C'est ainsi qu'en présence de l'agrostemmasaponine extraite des graines de l'*Agrostemma Githago*, employée à de très fortes concentrations (1, 2, 5, 10 et même 100 p. 1 000), les racines de l'*Agrostemma*, plante qui élabore ce glucoside, croissent sans manifester aucun signe de souffrance, tandis qu'au contraire les racines des espèces ne produisant pas cette saponine (Pois, Sarrasin, Radis) sont profondément altérées par des solutions renfermant le glucoside à des concentrations extrêmement faibles (0,10 p. 1 000, par exemple).

Il y a donc une immunité manifeste de la Nielle vis-à-vis du glucoside qu'elle produit. Cela tient à l'imperméabilité des tissus superficiels de cette plante vis-à-vis de cette substance élaborée par elle. Ce résultat paraît avoir une portée

générale; il s'accorde avec l'opinion de divers physiologistes, notamment MM. Pfeffer et Bokorny, qui admettent que la formation des glucosides est un phénomène qui tend à constituer des corps capables de s'accumuler dans les cellules et ne pouvant traverser les membranes avant d'avoir été hydrolysés (M. Combes, 1917-1918).

Dans cette voie, on le conçoit aisément, il doit y avoir une série très importante de découvertes à faire, mais le cas particulier des glucosides anthocyaniques, qui a été mentionné plus haut, mérite tout particulièrement de nous arrêter. Le résultat mis en lumière par les recherches sur la Vigne vierge, et étendu à d'autres plantes, paraît en contradiction avec des théories très anciennement formulées dans la science dès 1825 (Schübler et Funck) et fondées depuis sur un nombre considérable de recherches et d'observations, d'après lesquelles le rougissement des feuilles (ou la formation de l'anthocyane) est dû à une oxydation. A cette époque lointaine de 1825, l'anthocyane a été envisagée comme un produit d'oxydation de la chlorophylle (Macaire Princeps, Guibourt, 1827) ; plus tard, sa naissance fut attribuée à l'oxydation des tanins (MM. Pick, Overton, Buscalioni et Pollacci, Mirande, Miège, etc.). Le rôle de l'oxygène se manifeste dans les expériences de M. Molliard sur les Radis cultivés aseptiquement dans des solutions sucrées où ils sont complètement immergés : les parties de la racine qui se développent à peu de distance de la surface du liquide produisent de l'anthocyane, tandis que les parties profondes ne rougissent pas. M. Katic a fait plus, il a montré qu'en l'absence d'oxygène il n'y a pas formation d'anthocyane et que la coloration rouge apparaît plus lentement dans l'air où la pression a été réduite. Il découle donc clairement de tout ce qui précède qu'il y a un lien entre le rougissement et l'oxydation.

La recherche de la distribution des oxydases étudiée par divers auteurs (MM. Mirande, Keeble, Armstrong et Jones) a confirmé la donnée précédente, car elle a montré qu'elle se confond avec la répartition des cellules à anthocyane. De cette constatation, on déduisit cette conséquence

qui parut logique que les oxydases interviennent dans la formation des pigments (MM. Buscalioni et Pollacci, Palladine, Miss Wheldale, M. Chodat).

Ces remarques devaient conduire M. Palladine (à partir de 1908) à la conception originale des pigments respiratoires. La respiration serait la décomposition des aliments respiratoires (hydrates de carbone, graisses, etc.) par des diastases. L'oxygène serait fixé sur des corps facilement oxydables appelés « chromogènes respiratoires ». Les produits qui résultent de l'oxydation sont les « pigments respiratoires ». Les anthocyanes feraient partie de ce groupe de substances.

Les formules suivantes schématisent cette manière de voir :

Glucoside (prochromogène) + eau = chromogène (flavone) + sucre.

(Cette réaction est d'ailleurs réversible, réalisée par des diastases hydrolysantes.)

Chromogène + O = anthocyane (par l'action d'une oxydase).

Cette théorie, d'après laquelle l'anthocyane devrait être rangée parmi les pigments respiratoires, n'est cependant pas admise par tous les auteurs, notamment par Miss Wheldale, qui a publié récemment une mise au point très soigneusement faite de la question des anthocyanes dans une étude où l'historique tient une place très importante (plus de 600 numéros de bibliographie) ; elle fait remarquer que l'anthocyane manque dans les variétés albinos de la Gueule-de-Loup, qui, par leur caractère robuste, marquent qu'elles ne souffrent en rien de l'absence des prétendus pigments respiratoires. Malgré cela, cet auteur explique par l'intervention d'oxydase l'apparition du type magenta obtenu en croisant deux variétés d'*Antirrhinum*, l'une blanche et l'autre de couleur ivoire. La coloration de la génération F_1 résulterait de l'action d'une oxydase de la variété blanche sur une flavone de la variété ivoire. On voit donc que, dans ce cas, la théorie anthocyanique cherche à s'étayer sur des faits empruntés à la théorie génétique. Cette explication est évidemment très curieuse et semblerait préférable à celle des déterminants d'après les concepts de M. Bateson et ses élèves.

M. Combes lui-même (en 1910) avait aussi mis en évidence le lien qui unit l'apparition de l'anthocyane et l'accumulation d'oxygène à la suite de ses essais sur la respiration comparée des feuilles vertes et rouges de la même espèce. Il avait constaté inversement que la disparition du pigment rouge est accompagnée d'une perte d'oxygène.

Il y a donc dans les faits connus se rapportant à la formation et à la destruction de l'anthocyane une antinomie qu'il faut absolument résoudre. Les théories de la formation de l'anthocyane par oxydation d'un chromogène ne peuvent plus être admises après les expériences décisives de M. Combes de 1913 et aussi depuis que les recherches purement chimiques (MM. Willstätter, Everest) en ont pleinement confirmé les résultats. Les travaux de M. Willstätter (qui avait d'abord fait des objections) ont montré, par exemple, que la flavone quercitine produit par réduction une substance identique à une anthocyanine naturelle (cyanidine du Bleuet) ; de même la delphinine ($C^{15}H^{10}O^{7}$) dérive de la myricitine ($C^{15}H^{10}O^{8}$) par un atome d'oxygène en moins.

M. Nicolas a pensé récemment (1919) que l'étude approfondie des phénomènes respiratoires des plantes vertes et pourpres de la même espèce devait permettre de trouver une explication de l'antinomie qui vient d'être signalée dans l'étude des conditions de l'apparition de l'anthocyane dans la plante et dans le laboratoire. Si l'on reprend l'examen de ces conditions naturelles, on voit, en effet, combien elles sont multiples, car elles sont subordonnées :

1° A l'action de la lumière ; 2° à l'abaissement de température ; 3° à des lésions et notamment à des décortications annulaires ; 4° au parasitisme.

1° Lumière. — Les anciennes études de Sachs (1863-1865), d'Askenasy (1875) ont établi qu'il se forme peu de pigments anthocyaniques à l'obscurité (Pulmonaire, *Antirrhinum*) ; il est vrai que cette dépendance de la lumière peut être masquée si les tissus contiennent des matériaux de réserve en quantité suffisante et, si l'on s'arrange de façon à avoir une partie d'une plante à la lumière et l'autre à l'obscurité, la coloration peut se manifester même à l'obscurité (Sachs, MM. Vöchting, Costerus).

2° Température. — Les basses températures favorisent également le développement de l'anthocyane. Ceci se trahit par le rougissement hivernal (Lierre, *Mahonia*) (MM. Kraus, Chargueraud, Mer, Overton, Klebs, Katic). Il y a diminution d'amidon, mais augmentation de sucre ; c'est là un fait constaté par M. Overton que les feuilles ayant produit de l'anthocyane sous l'action du froid contiennent plus de sucre (vérifié par M. Combes). Sous l'action du froid, la croissance diminuant, il y a accumulation de substances nutritives non employées. Enfin il y a diminution de la migration des substances, d'où il découle une accumulation de ces matériaux nutritifs aux points où ils se forment.

3 et 4° Lésions et parasitisme. — Le rougissement est lié également à des lésions : décortication annulaire, attaque de Champignons (*Ovularia obliqua ; Œnothera Lamarckiana* attaqué par *Septoria Œnotheræ*). Ce changement est en connexion avec l'accumulation de sucre et de glucoside et l'augmentation de l'oxygène fixé (dans les cas de blessure, sous l'action des Insectes). Les effets du parasitisme montrent encore la complexité du phénomène (M. Mirande, 1899) : si la Cuscute attaque le *Sambucus nigra*, elle reste verte parce que l'hôte est peu riche en sucre ; attaquant, au contraire, le *Forsythia viridissima*, la plante parasite devient rouge parce que l'espèce nourricière est pourvue de substance sucrée.

Certains sucres (glucose, saccharose, lévulose) déterminent la production de pigments anthocyaniques, et ils interviennent par leur nature chimique, car des solutions d'autres substances de même concentration osmotique (galactose, glycérine, azotate de potasse, chlorure de sodium, sulfate de sodium), employées à la place de matières sucrées, ne produisent pas le rougissement (M. Overton, 1899).

Les expériences de M. Mirande (1907), de M. Czartkowski (1911), ont établi, en faisant absorber à la plante une solution de glucose additionné de phloroglucine (ou de phlorizine), que la pigmentation est plus rapide qu'avec le glucose seul. Or la phloroglucine est un des produits que l'on obtient au cours de la décomposition des glucosides anthocyanique (la phlorizine agit à cause de la phloroglucine qu'elle contient)

(d'ailleurs M. Willstätter, en traitant l'anthocyane par la potasse en fusion, a obtenu de l'acide phénolique, des polyphénols et de la phloroglucine) (1).

En somme, tous les faits qui viennent d'être cités montrent combien le problème du rougissement des plantes est complexe et de quelle multiplicité de facteurs il peut dépendre. En présence d'un ensemble aussi varié de causes secondes, il est difficile d'isoler le facteur primordial. Seul un essai de nature purement chimique (MM. Combes, Willstätter) pouvait résoudre le problème de l'origine de l'anthocyane. La relation qui existe entre la pigmentation et les oxydations doit donc être indirecte, et l'apparition du pigment rouge doit simplement coïncider avec d'autres processus qui activent les oxydations.

M. Nicolas a pensé que l'étude de la respiration des plantes renfermant de l'anthocyane résoudrait cette énigme. L'examen de ce problème avait déjà été entrepris (notamment par M. Jönsson en 1894, par M. Combes en 1910, par M. Plester en 1912). Les conclusions de ces recherches mettent en évidence la complication de ces questions.

Il y a deux cas à considérer suivant qu'il s'agit de feuilles normalement rouges ou de feuilles qui rougissent accidentellement sous l'influence de facteurs divers (éclairage intense, abaissement de la température, action d'un parasite). Dans le premier cas, les feuilles rouges ont une intensité respiratoire plus faible que les feuilles vertes de la même espèce ; dans le second, l'intensité respiratoire est plus grande pour les feuilles rouges; c'est aussi ce que l'on constate pour les feuilles qui, rouges étant jeunes, verdissent au cours de leur développement (2) et présentent une intensité respiratoire et notamment une absorption d'oxygène plus élevées pour les feuilles rouges; alors le rougissement est accompagné d'accumula-

(1) M. Waage (1890) explique la formation de la phloroglucine aux dépens des sucres. Si l'on considère l'amidon comme dérivant de la polymérisation du glucose avec perte d'eau, on peut admettre, là où les phénomènes vitaux sont très actifs, que la déshydratation va plus loin : $C^6H^{12}O^6 = \underbrace{C^6H^3(OH)^3}_{\text{phloroglucine}} + 3H^2O$.

(2) L'âge intervient pour expliquer le résultat.

tion d'hydrates de carbone solubles, combustibles respiratoires qui contribuent à augmenter l'intensité des échanges gazeux.

Pour les feuilles normalement rouges, les chloroplastes sont moins nombreux et moins verts; ils diffèrent qualitativement et quantitativement de ceux de la variété verte. Griffon (1899) avait vu qu'à cette atténuation de la matière verte correspond une assimilation réduite et une synthèse hydrocarbonée moins active pour les variétés rouges. L'intensité respiratoire de ces dernières feuilles est plus faible.

La détermination du quotient respiratoire apprend que, d'une manière générale, le quotient est plus faible chez les feuilles rouges que chez les vertes. Cependant, puisque dans les cas de rougissement accidentel il y a accumulation de composés hydrocarbonés solubles et puisque ces substances contribuent aussi bien à augmenter l'intensité que le quotient respiratoire, l'observation devrait contrôler ce résultat; c'est ce qui a été vu par MM. Maige et Nicolas (1910, pour les bourgeons étiolés de Fèves et les embryons de Haricots). Mais, en général, les feuilles rouges (malgré l'excès d'hydrate de carbone) ont un quotient plus faible que les feuilles vertes. C'est que, dans certains cas, d'après les recherches de M. Purjewicz et Mlle Promsy, l'addition de sucres abaisse le quotient au lieu de l'accroître.

Dans le cas où les plantes rougissent accidentellement, ou dans les feuilles rouges à l'état jeune, les sucres abondent; au lieu d'être complètement brûlés, ils ne le sont que partiellement : il se forme des acides organiques, et leur présence se trahit par la valeur du quotient respiratoire. D'ailleurs, dans les feuilles rouges jeunes, l'acidité relative est élevée dans les organes incomplètement développés. Dans les feuilles adultes rouges, la synthèse chlorophyllienne est plus faible, les combustibles sont moins abondants, les échanges gazeux plus réduits que dans les feuilles vertes, mais il y a des oxydations incomplètes; les acides apparaissent, et ceci coïncide avec une plus grande fixation d'oxygène. M. Nicolas a dosé l'acidité des feuilles rouges et vertes de la même espèce (*Raphiolepis ovata*, *Photinia glabra*, *Prunus cerasifera* v. *Pissardi*, etc.); partout il a trouvé une acidité supérieure dans les feuilles

rouges. La formation de ces acides se traduit par une fixation d'oxygène et une diminution du quotient respiratoire. C'est pour cela que l'apparition de l'anthocyane paraît liée à des oxydations respiratoires; mais c'est tout à fait indirectement que ce lien s'établit.

En résumé, dit M. Nicolas, « la production de l'anthocyane semble en corrélation avec la formation des acides organiques, et c'est sans doute dans la production de ces acides, accompagnée de l'apparition de pigment rouge, que réside la relation, observée depuis longtemps entre les oxydations et la pigmentation ». Ainsi est trouvé le mot de l'énigme : l'antinomie signalée plus haut n'existe donc plus.

Il est cependant à remarquer que les recherches de M. Nicolas n'ont porté que sur l'anthocyane des feuilles; il faudrait généraliser ces résultats importants pour l'anthocyane des fleurs.

L'étude chimique de toutes ces matières colorantes largement distribuées qui a été entreprise et ébauchée par M. Willstätter et ses élèves (1913-1915) montre une grande variabilité de constitution compatible cependant avec une uniformité de plan. On schématise ces variantes à l'aide d'hexagones figurant le groupement des atomes et la composition. Les numéros marqués sur les côtés de ces figures géométriques indiquent la position des hydroxyles OH et des méthoxyles OCH^3. Le groupe pélargonidine $C^{15}H^{10}O^5$ contient 4 hydroxyles en position 3, 5, 7, 11; on la trouve combinée à une molécule de dextrose dans la callistephine (*Aster*, *Callistephus sinensis*), à deux molécules de dextrose dans la pélargonine (*Pelargonium zonale*), deux molécules de dextrose et d'acide malonique dans la salvianine (*Salvia coccinea* et *splendens*) (M. Beauverie a exposé avec détail cette question complexe).

La complexité moléculaire révélée par l'état chimique de ces pigments amène à envisager les données nouvelles que l'on possède sur le pigment végétal par excellence, la chlorophylle, grâce aux recherches si nombreuses continuées avec tant de persévérance par M. Willstätter et ses nombreux élèves (MM. Isler, Hocheder, Hug, Stoll, Benz, Fritsch, Pfammenstiel) (de 1907 à 1911).

La chlorophylle aurait une tout autre composition que

celle qui a été indiquée autrefois (notamment par Étard, 1906); elle contiendrait trois carboxyles $[C^{31} H^{29} Az^{4}Mg]$ (COOH), $(COOCH^{3})(COOC^{20}H^{39})$, l'un qui serait vraisemblablement libre, le deuxième lié à l'alcool méthylique, le troisième lié à un alcool appelé le phytol ayant pour formule $C^{20} H^{40} O$, qui a été obtenu par l'action sur la phéophytine (desséchée à l'exsiccateur) de la lessive de potasse à l'alcool méthylique; il se produit une saponification. Le produit de la saponification est lavé dans un entonnoir et acidifié ensuite par l'acide chlorhydrique.

La phéophytine a une formule analogue à la chlorophylle, mais sans magnésium; elle peut se présenter sous deux formes :

$$[C^{31}H^{31}Az^{4}]\,(COOH)\,(COOCH^{3})\,(COOC^{20}H^{39}) = \alpha; \qquad (1)$$

$$\alpha - \frac{1}{2} H^{2}O. \qquad (2)$$

On l'obtient par l'action des alcalis sur la chlorophylle.

Le phytol, qui est un alcool, a été trouvé dans deux cents espèces de plantes : Dicotylédones, Monocotylédones, Gymnospermes, Cryptogames vasculaires. La proportion de phytol varie suivant les espèces et aussi d'après le mode de séchage. Voici le tant pour cent pour trois Labiées : *Marrubium vulgare*, 31,3; *Stachys sylvatica*, 4,1; *Galeopsis tetrahit*, 1,8.

La chlorophylle cristallisée, d'après M. Monteverde (1893), existerait mélangée ou non à la chlorophylle amorphe en proportion variable, de sorte qu'il y aurait lieu de distinguer trois catégories de plantes : celles qui n'ont que le type amorphe; celles qui ont le type amorphe et le type cristallisé en petite quantité; celles qui ont le type amorphe et beaucoup de chlorophylle cristallisée. M. Borodin (1882), sur 776 plantes, en a trouvé 190 qui possèdent la forme cristallisée. Selon M. Willstätter et ses élèves, la chlorophylle cristallisée a pour formule $[C^{31}H^{29}Az^{4}Mg]\,(COOH)\,(COOCH^{3})\,(COOC^{2}H^{5})$; dans ce cas, le troisième carboxyle est lié à l'alcool éthylique.

Cette chlorophylle cristallisée s'accorde avec la chlorophylle amorphe : 1° par le spectre d'absorption; 2° par la présence de magnésium; 3° par l'indifférence chimique; 4° par les produits phytochlorine et phytorhodine.

On arrive à la chlorophylle cristallisée par l'intervention

d'une enzyme, la chlorophyllase, qui existe dans les plantes de diverses classes. On traite des feuilles fraîches ou sèches par l'alcool; il se produit l'alcoolyse de la chlorophylle brute; le phytol est séparé, et on a la chlorophylle cristallisée, en deux étapes :

$$(C^{20}H^{39}OCO)\,[C^{31}H^{29}Az^4Mg]\,(COOH)\,(COOCH^3) + H^2O$$
$$= (HOCO)\,[C^{31}H^{29}Az^4Mg\,(COOH)\,(COOCH^3) + C^{20}H^{39}OH;$$
$$(HOCO)\,[C^{31}H^{29}Az^4Mg]\,(COOH)\,(COOCH^3) + C^2H^5OH =$$
$$= (C^2H^5OCO)\,[C^{31}H^{29}Az^4Mg]\,(COOH)\,(COOCH^3) + H^2O.$$

Il y a lieu d'envisager un troisième produit, la chlorophylline, tricarbonacide qui a pour formule $[C^{31}H^{29}Az^4Mg]$ $(COOH)^3$.

A cette substance correspond le phéophorbine $[C^{31}H^{31}Az^4]$ $(COOH)^3$, sans magnésium.

Deux autres groupes de corps se rattachent aux précédents, qui sont des bicarbonacides ou des monocarbonacides, avec et sans magnésium :

Rhodophylline, Glaucophylline } $[C^{31}H^{32}Az^4Mg]\,(COOH)^2$;

Rhodoporphyrine, Glaucoporphyrine } $[C^{31}H^{34}Az^4]\,(COOH)^2$;

Pyrrophylline, Phyllophylline } $[C^{31}H^{33}Az^4Mg]\,(COOH)$;

Pyrroporphyrine, Phylloporphyrine } $[C^{31}H^{35}Az^4]\,(COOH)$.

Chacune de ces substances a des réactions propres; ainsi, par exemple, pour les trois premières :

Chlorophylline.	Glaucophylline.	Rhodophylline.
Dans l'éther, vert.	Bleu.	Bleu rouge.
Dans le chloroforme, vert.	Insoluble.	Insoluble.
Acidité, tribasique.	Bibasique.	Bibasique.
Ammoniaque, soluble.	Soluble.	Soluble.

Déjà, en 1879, M. Hope-Seyler, en étudiant la chlorophyllane, voisine de la chlorophylle, avait cru y trouver du phosphore et admettait que c'était une lécithine. Il avait obtenu une choline et de l'acide glycérophosphorique. M. Stoklasa (1895-

96-97) avait confirmé, mais depuis M. Willstätter a contredit cette hypothèse. M. Hope-Seyler a découvert le premier la présence du magnésium dans la chlorophylle; ce fait important, contrôlé par tout ce qui vient d'être signalé plus haut, a été aussi confirmé par M. Bode, M. Gautier, M. Czapek, M. Marchlewski.

En résumé, cette chimie si curieuse des corps chlorophylliens et de leurs dérivés met en évidence, à travers des variations multiples, une uniformité de plan moléculaire remarquable, et la présence ou l'absence de magnésium caractérise deux séries distinctes de produits.

Une autre analogie se révèle par l'examen du sang, à l'aide de la réduction. Déjà MM. Barabascz et Marchlewski (en 1909) avaient signalé l'identité du chlorophyllpyrrol et de l'hémopyrrol. Ceci établit une preuve définitive de la grande parenté chimique de la chlorophylle et de l'hémine (1). Diverses formules ont été données pour l'hémine, notamment par M. Zaleski (1902) : $C^{34}H^{33}O^{4}Az^{4}FeCl$.

On sait que M. Marchlewski a obtenu une zinkchlorophylle qui se comporte vis-à-vis des alcalis comme la chlorophylle naturelle. Le rôle de CO^{2} dans sa formation est encore difficile à expliquer (MM. Melarski et Marchlewski).

Bien que toutes ces données soient encore bien récemment introduites dans la science, il semble cependant que la constitution qu'elles révèlent guidera prochainement le physiologiste dans l'étude du mystérieux phénomène de l'assimilation du carbone.

J. Costantin.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

Barabascz et Marchlewski (1909). — Der endgültige Beweis der Identität des Chlorophyllpyrrols und Hæmopyrrols (*Bull. intern. Acad. sc. Cracovie*, t. VIII, p. 555-557, 1909).

Beauverie (1918). — L'état actuel de la question de l'anthocyanine (*Revue générale des sc.*, numéros des 30 octobre et 15 novembre 1918).

(1) D'après Nencki, on obtient l'hémopyrrol par réduction de la chlorophylle. Ce corps est en réalité formé de trois composés : hémopyrrol, isohémopyrrol, phyllopyrrol (Willstätter et Asahina, 1912).

Bode (1898). — Dissert. Marburg, 1898.
Bokorny (Th.) (1910). — Ueber die Glukoside (*Chem. Zeit.*, t. XXXIV : p. 1-2, 1910).
Ciamician (G.) et Ravenna (C.) (1915). — Action de quelques substances organiques sur les végétaux (*Ann. de chim. et de phys.*, t. IV : p. 5-27, 1915).
Combes (Raoul) (1909). — Variations subies par les composés hydrocarbonés dans les feuilles à l'époque de la chute de ces organes (*C. R. de l'Ass. fr. p. l'avanc. des Sc.*, Congrès de Lille, p. 525-531).
— (1909). — Rapports entre les composés hydrocarbonés et la formation de l'anthocyane (*Ann. Sc. nat. bot.*, 9e sér., IX, p. 275-303, 1909).
— (1910). — Les échanges gazeux des feuilles pendant la formation et la destruction des pigments anthocyaniques (*Rev. gén. de Bot.*, t. XXII, p. 177-212, 1910).
— (1910). — Les échanges gazeux des feuilles pendant la formation et la destruction des pigments anthocyaniques (*Rev. gén. de bot.*, t. XXII : p. 177).
— (1912). — Formation des pigments anthocyaniques déterminée dans les feuilles par la décortication annulaire des tiges (*Ann. des Sc. nat.*, 9e sér., t. XVI, p. 1-53).
— (1912). — Sur une méthode de culture des plantes supérieures en milieux stériles (*C. R. de l'Ac. des Sc.*, t. CLIV, p. 891, 1er avril 1912).
— (1913). — Production expérimentale d'une anthocyane identique à celle qui se forme dans les feuilles rouges en automne, en partant d'un composé extrait des feuilles vertes (*C. R. de l'Ac. des Sc.*, t. CLVII, p. 1002).
— (1913). — Passage d'un pigment anthocyanique extrait des feuilles rouges d'automne au pigment jaune contenu dans les feuilles vertes de la même plante (*C. R. de l'Ac. des Sc.*, t. CLVII : p. 1454).
— (1914). — Sur la présence, dans les feuilles et dans les fleurs ne formant pas d'anthocyane, de pigments jaunes pouvant être transformés en anthocyane (*C. R. de l'Ac. des Sc.*, t. CLVIII : p. 272).
— (1914). — Le processus de formation des pigments anthocyaniqes (*Rev. gén. de Bot.*, t. XXXV *bis* : p. 91).
— (1918). — Immunité des végétaux vis-à-vis des principes immédiats qu'ils élaborent (*C. R. de l'Ac. des Sc.*, t. CLXVII, p. 275, 12 août 1918).
— (1917-1918). — Recherches biochimiques expérimentales sur le rôle physiologique des glucosides chez les végétaux. I. Étude préliminaire (*Rev. gén. de bot.*, t. XXIX et XXX).
Czapek. — *Broch. der Pflanzen*, II, p. 797.
Étard (1906). — La biochimie et les chlorophylles, 1906.
Everest (1918). — The production of anthocyanins and anthocyanidins. Part III (*Proceed. of the Roy. Soc.*, 1918, juillet 1, sec. B, t. XC, nº B 628, p. 255-261).
Gautier (1895). — *C. R. de l'Ac. des Sc.*, 1879, 1895.
Grafe (Viktor) (1914). — Ernährungsphysiologisches Praktikum höherer Pflanzen, 1914.
Griffon (1899). — L'assimilation chlorophyllienne et la coloration des plantes (*Ann. Sc. nat. Bot.*, 8e sér., X, p. 1-123, 1899).
Hope-Seyler (1879). — *Ber. d. deutsch. chem. Gesell.*, t. XII, p. 1555, 1879.
— (1879-80-81). — *Zeit. phys. Chem.*, t. V, p. 75, 1881 ; t. III, p. 399, 1879 ; t. IV, p. 193, 1880.
Jönsson (1894). — Recherches sur la respiration et l'assimilation des Muscinées (*C. R. de l'Ac. des Sc.*, t. CXIX, p. 440-443, 1894).
Maige et Nicolas (1910). — Recherches sur l'influence des solutions sucrées de divers degrés de concentration sur la respiration, la turgescence et la concentration de la cellule (*Ann. Sc. nat. Bot.*, 9e sér., XII, p. 315-368, 1910).

Malarski et Marchlewski (1909). — Sur la combinaison du zinc avec la chlorophylle et avec la prophyllotaonine (*Bull. intern. Acad. sc. Cracovie*, t. VIII, p. 557-581, 1909).

Marchlewski (1909). — Étude de la chlorophylle et dérivés (*Ann. biol.*, 1909, p. 271).

— (1910). — Notiz über Phylloporphyrin (*Ann. d. Chem.*, t. CCCLXXII, p. 253, 1910).

Molliard (M.) (1907). — Action morphogénique de quelques substances organiques sur les végétaux supérieurs (*Rev. gén. de Bot.*, t. XIX, 1907 : p. 243).

Monteverde (1893). — *Acta Horti Petrop.*, 1893, 13, nº 9, p. 123, 1893.

Nicolas (1918). — Anthocyane et échanges gazeux respiratoires des feuilles (*C. R. de l'Ac. Sc.*, t. CLXVII, p. 130-132, 1918).

— (1919). — Contribution à l'étude des relations qui existent, dans les feuilles, entre la respiration et la présence de l'anthocyane (*Rev. gén. de bot.*, t. XXXI, 161, 1919).

Pfeffer. — Physiologie végétale (traduction française de Jean Friedel).

Plester (1912). — Kohlensäure assimilation und Atmung bei Varietätens derselben Arten, die sich durch ihre Blattfärbung unterscheiden (*Beitr. zur Biol. der Pflanzen*, XI, 1912).

Promsy (M[lle]) (1912). — De l'influence des acides organiques et du glucose sur la respiration des graines en voie de gonflement (*Rev. gén. de Bot.*, XXIV, p. 316-318, 1912).

Purjewicz (1894). — Die Bildung und Zersetzung der organischen Säuren bei den höheren Pflanzen (*Bot. Centralbl.*, LVIII, p. 368-374, 1894).

Schunck and Marchlewski (1891). — *Ann. d. Chem.*, t. CCLXXVIII, p. 334, 1891.

Wheldale (Miss Muriel) (1916). — The Anthocyanin pigments of plants (1 vol. in-8, 318 p., Cambridge at the University Press).

Willstætter und Mieg (1905). — Ueber eine Methode der Trennung und Bestimmung von Chlorophyllderivaten (*Ann. d. Chem.*, t. CCCL, p. 1, 1905).

— (1905). — Zur Kenntniss der Zusammensetzung des Chlorophylls (*Ann. d. Chem.*, t. CCCL, p. 48, 1905).

— und Mieg (1906). — Ueber die gelben Begleiter des Chlorophylls (*Ann. d. Chem.*, t. CCCLV, 1906).

— und Hocheder (1907). — Ueber die Einvirkung von Sâuren und Alkalien auf Chlorophyll (*Ann. d. Chem.*, t. CCCLIV, p. 205, 1907).

— und Benz (1907). — Ueber krystallisiertes Chlorophyll (*Ann. d. Chem.*, t. CCCLVIII, p. 267, 1907).

— und Pfammenstiel (1908). — Ueber Rhodophyllin (*Ann. d. Chem.*, t. CCCLVIII, p. 205, 1908).

— und Hocheder Hug (1909). — Vergleich. Unters. d. Chlorophylls verschiedener Pflanzen (*Ann. d. Chem.*, t. CCCLXXI, p. 6, 1909).

— und Fritsch (1909). — Ueber den Alban von Chlorophyll durch Alkalien (*Ann. d. Chem.*, t. CCCLXXI, p. 33, 1909).

— (1910). — Réponse à Marchlewski (*Ann. d. Chem.*, t. CCCLXXII, p. 253, 1910).

— und Asahina (1910). — Oxydation der Chlorophyllderiv. (*Ann. d. Chem.*, t. CCCLXXIII).

— und Stoll (1911). — Ueber Chlorophyllase (*Ann. d. Chem.*, t. CCCLXXVIII, p. 18, 1911).

— und Oppé (1911). — Vergl. Unters. des Chlorophylls verschiedener Pflanzen (*Ann. d. Chem.*, t. CCCLXXVIII, p. 1, 1911).

— (1911). — Chlorophyll (*Ann. d. Chem.*, t. CCCLXXVIII, p. 73, 1911).

— Mayer und Hüni (1911). — Ueber Phytol (*Ann. d. Chem.*, t. CCCLXXVIII).

— und Stoll (1911). — (*Ann. d. Chem.*, t. CCCLXXIX).

WILLSTÆTTER und ISLER (1911). — Chlorophyll (*Ann. d. Chem.*, t. CCCLXXX, p. 155, 1911).
— und HUG (1911). — Isolirung des Chlorophylls (*Ann. d. Chem.*, t. CCCLXXX, p. 177, 1911).
— und ISLER (1911). — Vergleichende Unters. des Chlorophylls verschiedenen Pflanzen (*Ann. d. Chem.*, t. CCCLXXX).
— und ASAHINA (1912). — *Bot. Centralbl.*, 1912, p. 120, 639.
— und STOLL (1912). — Spaltung und Bildung von Chlorophyll (*Ann. d. Chem.*, t. CCCLXXX).
— und FISHER (1913). — Substances d'où dérivent les phyllines et porphyrines (*Ann. d. Chem.*, t. CD, 1913).
— und EVEREST (1913). — Ueber den Farbstoff der Kornblume (*Ann. d. Chem.*, t. CCCCI, p. 189-232, 1913).
— (1914). — Ueber die Farbstoff der Blüten und Fruchte (*Sitz. Ber. Akad. Wiss. Berlin*, p. 402-411, 1914).
— und MALLISON (1914). — Ueber die Verwandschaft der Anthocyane und Flavone (*Sitz. Ber. Akad. Wiss. Berlin*, p. 769-777, 1914).
— und ZECHMEISTER (1914). — Synthese des Pelargonidins (*Sitz. Ber. Akad. Wiss. Berlin*, p. 886-893, 1914).
— und BOLTON (1915). — Ueber den Farbstoff der Scharlachpelargonie (*Ann. d. Chem.*, t. CCCCVIII, p. 42-61, 1915).
— und MALLISON (1915). — Ueber den Farbstoff den Preiselbeere (*Ann. d. Chem.*, t. CCCCVIII, p. 15-41, 1915).
— und MALLISSON (1915). — Ueber Variationen der Blütenfarben (*Ann. d. Chem.*, t. CCCCVIII, p. 147-162, 1915).
— und MARTIN (1915). — Ueber den Farbstoff der Althæa rosea (*Ann. d. Chem.*, t. CCCCVIII, p. 110-121, 1915).
— und MIEG (1915). — Ueber ein Anthocyan des Rittersporns (*Ann. d. Chem.*, t. CCCCVIII, p. 61-82, 1915).
— (1915). — Ueber den Farbstoff der wild. Malve (*Ann. d. Chem.*, t. CCCCVIII, p. 122-135, 1915).
— und NOLAN (1915). — Ueber den Farbstoff der Rose (*Ann. d. Chem.*, t. CCCCVIIII, p. 1-14, 1915).
— und NOLAN (1915). — Ueber den Farbstoff den Päonie (*Ann. d. Chem.*, Leipzig, t. CCCCVIII, p. 136-146, 1915).
— und ZOLLINGER (1915). — Ueber die Farbstoffe der Weintraube und der Heidelbeere (*Ann. d. Chem.*, t. CCCCVIII, p. 83-109, 1915).
FISHER und FORSEN (1913). — Chlorophylle et alcalis (*Ann. d. Chem.*, t. CCCCI, 1913).
— — (1913). — Magnésium introduit artificiellement dans les dérivés de la chlorophylle (*Ann. d. Chem.*, t. CCCLXXXVI).

TABLE DES MATIÈRES

CONTENUES DANS CE CAHIER

ACTUALITÉS BIOLOGIQUES

1331-16. — CORBEIL. Imprimerie CRÉTÉ.